

processus d'occlusion du bourgeon. SCHLEIDEN (1837), par ex., observa sur plusieurs embryons, dont celui de *Secale*, que le point végétatif, initié dans une dépression latérale, s'accroît simultanément avec les tissus périphériques qui viennent le recouvrir à l'exception d'un orifice médian, pratiquement non visible. Pour cet auteur, c'était la « ligule » de la « feuille cotylédonaire » qui assurait ce recouvrement (voir Rejet du concept ligulaire, p. 316).

JUSSIEU (1839), après avoir également observé cette structure chez *Canna*, s'était appliqué à en vérifier le caractère général et fondamental chez un grand nombre de *Liliopsida*. Pour lui, la « feuille cotylédonaire » était la première feuille qui, par sa base engainante, enveloppait la « gemmule » comme toutes les feuilles suivantes engainent successivement le point végétatif. Cette conception était meilleure; toutefois, pas plus que SCHLEIDEN, il ne pensait que cette « gaine » pouvait être un membre foliaire distinct, et non une partie de sa « feuille cotylédonaire ». JUSSIEU fit aussi une autre remarque, dont l'interprétation aurait pu être décisive. Il homologua la « fente cotylédonaire » des plantules peu différenciées à celle observée à l'apex des préfeuilles (« coléoptile ») de plantules prégermées, comme *Zostera*, par ex. Malheureusement, au lieu d'y voir un effet du développement de la préfeuille, il transposa sa conception du « cotylédon » à cette seule préfeuille, comme l'avait déjà fait RICHARD (1811), et plusieurs autres auteurs par la suite, en ce qui concerne les *Poaceae*.

Ainsi, d'après ces deux études historiques, prises en exemple parmi beaucoup d'autres, nous voyons le point de départ des controverses interminables sur la plantule des *Liliopsida*. Tout le monde voit un « cotylédon », mais ce n'est pas toujours le même organe. Depuis cette époque, les auteurs ont toujours décrit la formation et le recouvrement du bourgeon latéral selon le concept cotylédonaire, en nommant : « cotylédon »; « ligule, gaine, limbe, pétiole, fente, cotylédonaires »; « pore germinatif », etc. EMBERGER (1960 : 480), par ex., rappelait ainsi ce caractère général des *Liliopsida* : « Le cotylédon est toujours engainant (exception Dioscoréacées), le bourgeon étant abrité par la fente cotylédonaire ».

Pour nous, cette étape du développement est celle de la formation d'un bourgeon axillaire, dont le recouvrement est assuré par le premier membre foliaire, ou préfeuille, comme cela est normal. Notre intention est d'en faire la démonstration en comparant ce processus, observé sur le protocorme, à celui observé sur les axes végétatifs.

— Qu'est-ce que la préfeuille (prophyllé)?

C'est PETIT-THOUARS (1819) qui a proposé le terme de protophylle, pour remplacer celui de cotylédon, dont il disait qu'il avait été emprunté à la zoologie, et ne convenait pas pour désigner les premières feuilles de l'embryon des Phanérogames. TURPIN (1819), à qui l'on attribue erronément la paternité de ce terme, a bien étudié les préfeuilles des axes végétatifs et inflorescentiels des Graminées<sup>3</sup> et des Cypéracées à cette même époque, mais il les désignait, ainsi que MIRBEL (1815), sous le nom de spathelles. Toutefois, c'est dès 1820 qu'il adopta protophylle pour l'appliquer aux préfeuilles, dont il disait que : « ces petites feuilles sont aux embryons-fixes, ce que les cotylédons sont aux embryons-graines ». A cette époque, en effet, les organographes, surtout à la suite de GAERTNER (1788), homologuaient volontiers les plantules (embryons-mobiles) aux bourgeons axillaires (embryons-fixes). Plus récemment,

3. Comme TURPIN (1837) était un adepte de GOETHE, il établissait sans problème l'homologie entre la préfeuille et la paléa, alors que cette question a été souvent obscurcie par la suite.



ARBER (1925), TROLL (1937), HAINES & LYE (1979), etc., ont également fait ce rapprochement, certains parlant de « cotylédons de bourgeon » pour désigner les préfeuilles.

En réalité, ces deux types de membres foliaires procèdent de deux étapes histologiques distinctes. Chez les *Magnoliopsida*, les cotylédons sont initiés sur l'anneau initial (PLANTEFOL, 1962) de l'axe embryonnaire, dont ils sont les deux premiers membres foliaires. Leurs homologues sont les feuilles qui se succèdent sur la tige, dans les mêmes conditions, à chacun des plastochrones suivants. Quant aux préfeuilles, leur initiation ultérieure est en rapport avec celle d'un bourgeon axillaire, de sorte qu'elles procèdent conjointement des tissus de l'axe porteur et du bourgeon, avec les conséquences que cela peut comporter.

De plus et surtout, il faut bien préciser que lorsque ces homologues sont proposées pour les *Liliopsida*, elles sont rigoureusement dénuées de sens, puisqu'elles font allusion au « cotylédon » mythique des auteurs, mais non à la préfeuille réelle du bourgeon axillaire du protocorme (Fig. 1, B).

Notons que le sens premier de protophylle, qui n'était pas si mal pour désigner les cotylédons des *Magnoliopsida*, n'a pas été retenu et que l'usage a modifié protophylle en prophylle.

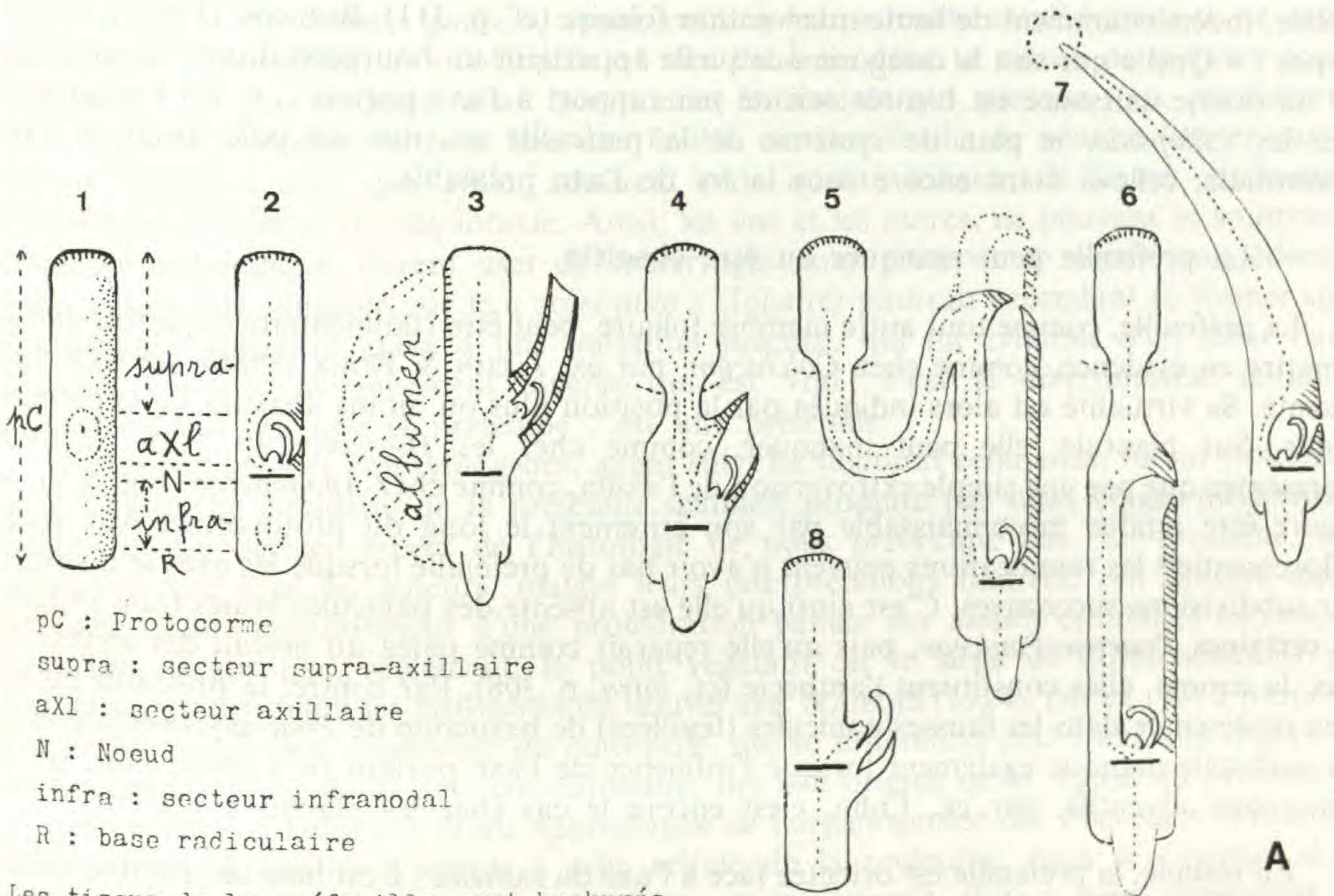
Bien que TURPIN (1819) considérât la préfeuille des *Liliopsida* formée de deux pièces distinctes, il en donnait une excellente définition : « Ecaille ou feuille rudimentaire extérieure, interposée entre le bourgeon qui la porte et la tige de la plante à laquelle elle s'adosse ». Depuis, certains ont banalisé ce terme en l'attribuant à n'importe quelles premières feuilles réduites des rameaux. D'autres, inversement, comme EMBERGER (1960 : 326); DAHLGREN, CLIFFORD & YEO (1985 : 46), etc., le restreignent aux seules bractéoles des pédicelles floraux, laissant ainsi les préfeuilles des axes feuillés dans l'anonymat. C'était aussi un peu le point de vue de BLASER (1944), pour qui les termes particuliers de *palea*, *perigynium*, etc., étant déjà appliqués aux préfeuilles spécialisées, celui de *prophyllum* lui paraissait superflu pour désigner la préfeuille en général, puisque celle-ci, sous ses différents aspects : « Est une feuille, rien de plus ». Pour TOMLINSON (1970), la préfeuille n'est pas davantage une entité morphologique, mais il précisait que seul le premier membre foliaire du rameau a cette qualité.

Certes, la position de BLASER (1944) a le mérite d'éviter les pièges d'homologies hypothétiques. En revanche, c'est en admettant les particularités de la préfeuille que l'on peut interpréter correctement certains faits de l'organographie. La préfeuille répond à un caractère de position qui lui est propre : elle est adaxiale. C'est-à-dire que, nécessairement orientée face au bourgeon dont elle est membre, elle est adossée à l'axe porteur, ce qui implique qu'aucune feuille suivante ne peut bénéficier de cette même condition. Ceci concerne essentiellement les préfeuilles des étages végétatifs, mais non nécessairement celles des inflorescences, chez lesquelles les axes porteurs peuvent être très réduits.

— Quel est le déterminisme de la position de la préfeuille ?

Il semblerait logique d'attribuer le contrôle de cette position à la feuille axillante, qui interviendrait comme si elle était elle-même la première feuille du nouveau rameau. Des auteurs, LEDIN (1954), par ex., ont fait remarquer que le primordium des bourgeons axillaires subirait davantage l'influence de la feuille sus-jacente que celle de la feuille axillante. Ces deux explications ne sont pas satisfaisantes, puisque, sur le protocorme, qui est également dépourvu de feuille axillante et de soubassement foliaire situé au-dessus, la position de la préfeuille est





pC : Protocorme  
 supra : secteur supra-axillaire  
 axl : secteur axillaire  
 N : Noeud  
 infra : secteur infranodal  
 R : base radulaire

Les tissus de la préfeuille sont hachurés

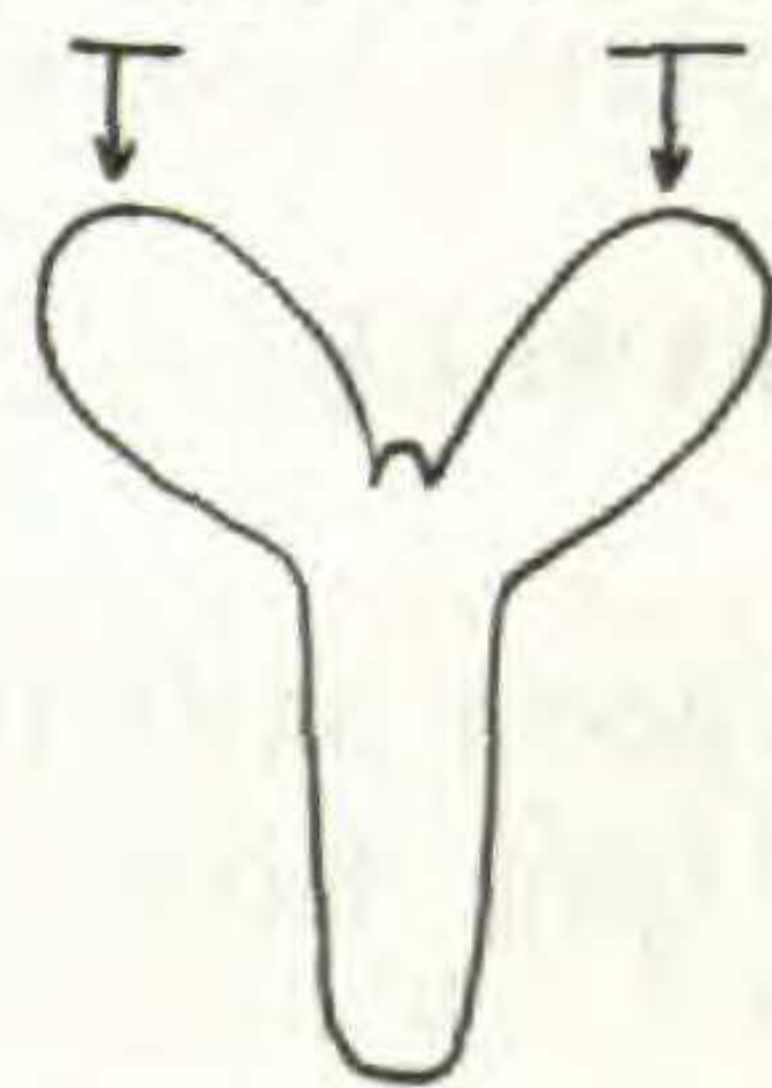
PROTOPHYLLE

**B**

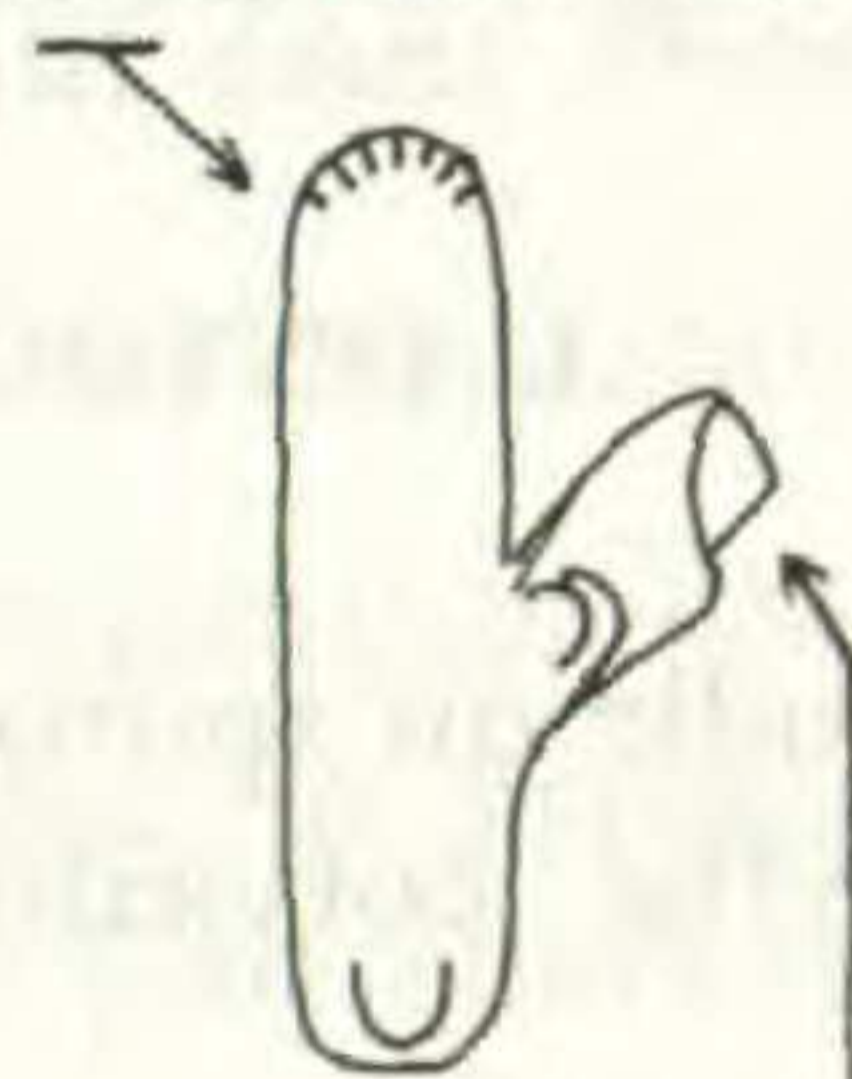
=cotylédon au sens des premiers auteurs

emploi correct dans ce sens

emploi erroné dans ce sens



Magnoliopsida



Liliopsida

PROPHYLLE

=préfeuille au sens actuel et correct

Fig. 1. — A. Types germinatifs (schémas) : 1, 2, plantule-type ; 3, *Poa* ; 4, *Canna* ; 5, 6, *Commelina* ; 7, *Alisma* ; 8, *Dioscorea*. On voit comment le recouvrement d'une axilla initialement isodiamétrique (2) peut diverger en préfeuille foliaire (3), ou être étirée en préfeuille adcaulinaire (5, 6) sur le front d'une axilla tubulaire. Le pointillé de 5 indique la croissance distale éventuelle de l'axilla. Dans le type *Dioscorea*, sans préfeuille, l'épiblaste se situe en dessous du noeud. — B. Passage du sens protophylle à celui de propylle.



identique. Le déterminisme en est donc à rechercher sur l'axe préalable, protocorme ou tige feuillée, indépendamment de toute intervention foliaire (cf. p. 311). BUGNON (1967) a dit à ce propos : « Quelle que soit la catégorie à laquelle appartient un bourgeon donné, le méristème qui lui donne naissance est bientôt orienté par rapport à l'axe porteur... ». En l'occurrence, chez les *Liliopsida*, le plan de symétrie de la préfeuille se situe au pôle distal de l'aire primordiale, celle-ci étant encore sous la loi de l'axe préalable.

— La préfeuille peut manquer ou être obsolète.

La préfeuille, comme tout autre membre foliaire, peut être rudimentaire et parfois difficile à mettre en évidence, comme chez *Colchicum*, par ex. JAEHN & ROUX (1986), ou réellement absente. Sa virtualité est alors indiquée par la position plus ou moins abaxiale de la première feuille. Sur plantule, elle peut manquer, comme chez les *Dioscorea* (p. 323), ou n'être représentée que par une simple extroversion de l'axilla, comme chez *Aponogeton* (Fig. 6, 9); ou encore être rendue méconnaissable par son étirement le long du protocorme. Aux étages inflorescentiels les ramifications peuvent n'avoir pas de préfeuille lorsque les axes se dissocient par subdivisions successives. C'est ainsi qu'elle est absente des panicules vraies (non feuillées) de certaines *Poaceae-Paniceae*, puis qu'elle reparait comme paléa au niveau des épillets où, avec la lemma, elles constituent l'anthécie (cf. *infra*, p. 308). Par contre, la préfeuille est très bien représentée dans les fausses panicules (feuillées) de beaucoup de *Poaceae-Andropogoneae*. La préfeuille manque également lorsque l'influence de l'axe porteur ne s'exerce plus, sur les bourgeons adventifs, par ex. Enfin, c'est encore le cas chez les plantes à cladodes, etc.

En résumé, la préfeuille est orientée face à l'axe du rameau : c'est bien un membre foliaire de ce rameau; elle est située au secteur distal de l'aire primordiale : sa position est bien déterminée par l'axe préalable. Enfin, s'il n'y a préfeuille que lorsqu'il y a ramification, toute ramification n'a pas nécessairement une préfeuille. Ce sont ces diverses considérations préliminaires que nous allons développer, afin de démontrer que l'homologie est totale entre la préfeuille de la plantule et toutes celles qui, diversifiées ou non, se succèdent sur la plante.

## I. ONTOGENÈSE DE LA PRÉFEUILLE

La première préfeuille du sporophyte est celle du bourgeon axillaire de la plantule. Bien qu'ignorée par le mythe cotylédonaire, c'est par elle que nous commencerons notre démonstration.

### A. PRÉFEUILLE DE LA PLANTULE

Ebauchée dès le début de l'organogenèse, la préfeuille se différencie ensuite, soit dans la graine, soit au cours de la germination.

### HISTOGENÈSE

Elle ne pose aucun problème, car tous ceux des embryologistes qui ont poursuivi leurs examens jusqu'à la formation de la plantule, ont décrit et figuré la préfeuille comme étant tout



simplement une expansion de leur « cotylédon ». En effet, selon le mythe cotylédonnaire, l'idée d'une « ligule », ou d'une « gaine », appartenant à leur « feuille cotylédonnaire », ne causait aucune gêne. Cependant, le « coléoptile »<sup>4</sup> des *Poaceae*, dont la nature de membre foliaire indépendant est plus évidente, allait questionner les auteurs qui, presque tous, persistèrent à dire : « que le coléoptile ne peut être une feuille, car une feuille ne peut se former sur une autre » ! Quant à ceux qui, enfin, admirèrent cette qualité foliaire, ils furent confrontés à d'insolubles problèmes de phyllotaxie. Ainsi, les uns et les autres, ne pouvant se soustraire à l'évidence histologique, durent user de subterfuges pour préserver le mythe cotylédonnaire. Celui, par ex., de suggérer que le « coléoptile » (foliaire) pourrait cependant se former sur le « cotylédon » (foliaire) grâce à une initiation précoce, qui lui éviterait d'en subir l'antagonisme. C'est le raisonnement inverse qui est vrai : c'est le déterminisme initial du protocorme qui fait que la préfeuille... est une préfeuille.

Enfin, certains des embryologistes, ayant suivi les filiations cellulaires, furent troublés de ce que l'ébauche circulaire de la préfeuille semblait produite par deux étages différents de l'embryon ! Ce dernier aspect de l'histologie ne nous préoccupe pas. En revanche, nous constatons que tous les auteurs, malgré leurs interprétations fautives, ont montré que la préfeuille résulte constamment d'une prolifération banale des assises cellulaires externes de l'embryon, tandis que, seulement, le point végétatif est le siège de différenciations plus profondes, reconstituant les histogènes du nouvel axe. SOUÈGES (1924), par ex., dit à propos de *Poa annua* : « La base supérieure du coléoptile, qui se différencie peu après aux dépens des cellules épidermiques de la base cotylédonnaire, tire son origine de la région du proembryon correspondant... ». Dans son étude approfondie de l'organogenèse des *Poaceae*, ROTH (1957) affectait bien la qualité d'*initiale* à telle cellule de la préfeuille, mais il s'agissait d'une attribution abusive. Si ce privilège cellulaire est inexistant<sup>5</sup>, il y a bien, cependant, un déterminisme qui situe régulièrement le plan de symétrie de la préfeuille au pôle distal de primordium axillaire, ce que les anatomistes expriment en disant que la lèvre supérieure se développe plus tôt et davantage que l'inférieure. En réalité, d'une manière générale, c'est sur toute la périphérie du primordium que l'activité cellulaire des tissus superficiels du protocorme participe au recouvrement préfoliaire du point végétatif (voir *Dioscoreaceae*, p. 323).

Les nombreux travaux d'embryologie permettent les constatations suivantes :

1. Le recouvrement du bourgeon axillaire par l'expansion tissulaire du protocorme.
2. Malgré la diversité morphologique des plantules, le processus en est relativement uniforme, ainsi qu'il apparaît aux coupes sagittales, les plus couramment pratiquées par les anatomistes (Fig. 2, 1-4). Quant aux coupes transversales, faites au niveau de l'axilla, elles sont encore plus significatives (Fig. 2, 3c, 5) ; car, si elles ne mettent aucun caractère spécifique en évidence, autre que celui de la vascularisation, elles montrent le même mode de recouvrement histologique, quel que soit le taxon considéré. Mais nous allons voir que cette uniformité initiale de la préfeuille chez la plantule, se diversifie considérablement par la germination.

4. Terme généralement préféré à celui de « ligule » chez les *Poaceae*, et aussi chez d'autres groupes (GRAVIS, 1943, par ex.), lorsque la préfeuille est bien individualisée (voir Rejet du concept ligulaire, p. 316).

5. Le concept d'initiales foliaires est largement facilité par le simple examen de coupes fines sagittales, qui sont une représentation très imparfaite du mode de formation des membres foliaires. En ce qui concerne certains axes, la notion d'initiales peut se poser différemment. Cf. Y. MIGNOTTE, J. VALLADE & F. BUGNON, 1987. — Sur la notion de cellule initiale, Bull. Soc. Bot. France 134 : 275-282.



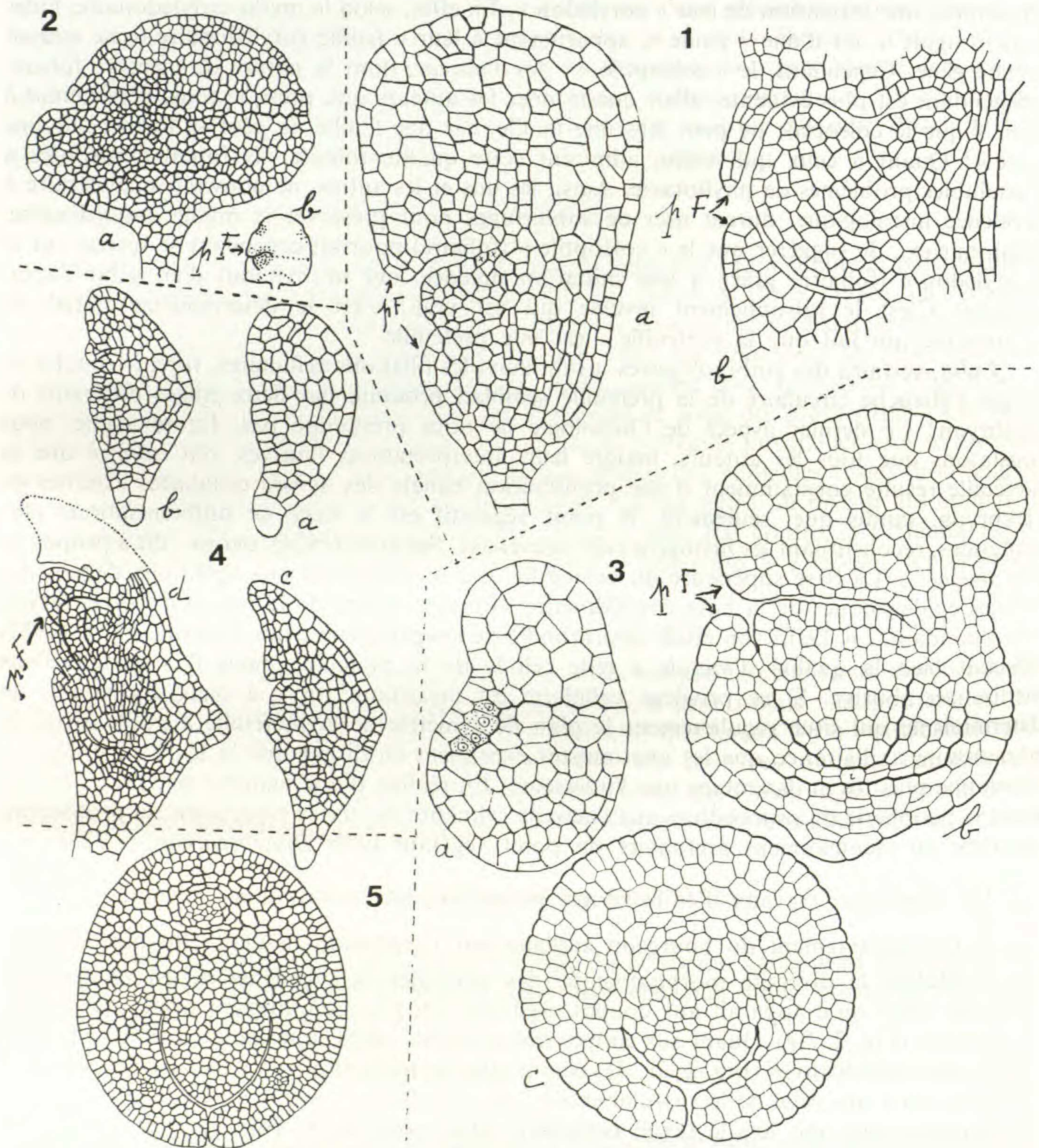


Fig. 2. — Histogenèse de la préfeuille chez la plantule : 1, *Carex arenaria* (GUTTENBERG & SEMLOW, 1957); a, remarquer l'importance du secteur supra-axillaire; b, préfeuille bien différenciée; 2, *Chamaerops humilis* (GUIGNARD, 1961); a, initiation latérale du bourgeon  $\times 66$ ; b, la préfeuille recouvre le bourgeon  $\times 10$ ; 3, *Commelinaceae*; a, *Commelina benghalensis* (LAKSHMANAN, 1978), initiation latérale du bourgeon; b, c, *Tradescantia virginica* (GRAVIS, 1898), coupes longitudinale et transversale  $\times 133$ ; 4, *Poa annua* (SOUÈGES, 1921), de l'embryon à la plantule; a  $\times 300$ ; b, c, d  $\times 164$ ; 5, *Arum italicum* (5 faisceaux, dont 2 dans la préfeuille)  $\times 60$ . Remarquer la continuité histologique du protocorme et de la préfeuille.



## EVOLUTION GERMINATIVE

« On peut étudier toute l'histoire de la germination dans un petit nombre de plantes ; il suffit de bien les observer... » (MIRBEL, 1809)<sup>6</sup>.

Faire sienne cette remarque pourrait n'être qu'un alibi, si nous ne pensions aussi, avec BOYD (1932), que les résultats déjà obtenus sur un grand nombre de plantules et germinations sont suffisamment homogènes pour qu'ils ne puissent être infirmés par quelque étude inédite. Nous n'aurions donc rien à ajouter à toutes ces descriptions, si elles n'avaient été faites dans le cadre du mythe cotylédonaire, et ne se trouvaient erronées dans leurs conclusions.

### Plantules et types germinatifs (Fig. 1, A).

C'est en 1957-58a, que nous avons donné, d'après le modèle graminéen, la définition cohérente de la plantule des *Liliopsida*<sup>7</sup> : celle d'un protocorme achevé à ses deux extrémités et ramifié. C'est-à-dire que nous avons montré qu'à la croissance nulle ou limitée de la base radicaire, relayée pas un système racinaire adventif, correspond la mutation de l'apex en organe haustorial, relayé par un bourgeon axillaire, recouvert de sa préfeuille.

Nous ne nous attarderons pas sur les formes : linéaire, contractée, droite, courbe, etc., qui n'interviennent pas sur la rigoureuse polarité axiale de la plantule, et que MARTIN (1946) a répertoriées. Par contre, le protocorme, ou axe primaire, partie essentielle de la plantule, permet de distinguer différentes parties, qui ne sont pas des entités, mais que nous nommons pour les seuls besoins de nos descriptions.

1. Le nœud, sur lequel se produisent l'initiation et l'exsertion du bourgeon axillaire, est notre point de référence.
2. Le secteur axillaire, situé au-dessus du nœud, comprend l'axilla<sup>8</sup> (côté frontal), où se trouve logé le bourgeon axillaire, et la partie axiale correspondante du protocorme (côté dorsal).
3. Le secteur supra-axillaire, compris entre l'axilla et l'apex (diversement haustorial ou chargé de réserves).
4. Le secteur infranodal, compris entre le nœud et la base radicaire (chargé de réserves dans les plantules dites macropodes).
5. La base radicaire.

Ce sont les allongements respectifs de ces différents secteurs qui déterminent les types germinatifs.

6. MIRBEL n'en a pas moins figuré 36 plantules de *Liliopsida* dans son Mémoire de 1810.

7. Nous rappelons que l'embryon palingénétique des *Orchidaceae* n'est pas une plantule, et qu'il n'entre pas dans cette définition.

8. Ce terme évite la confusion, souvent faite, avec celui de « coléoptile » qui, selon les auteurs, désigne soit un organe : la préfeuille, soit une cavité. MIRBEL (1815), à propos des *Poaceae*, avait pourtant précisé ces différents termes : coléoptile est une simple cavité du cotylédon, tandis que la piléole est la plus extérieure des feuilles, et forme un étui clos de toutes parts. BUCHET (Bull. Soc. Bot. France 85 : 171-173, 1938), qui était surtout un latiniste pointilleux, avait vivement critiqué la glossologie de MIRBEL ; mais, en cette même occasion, il avait montré une incompréhension totale de la plantule, supposant un ordre complètement inverse de l'organogenèse.



En ce qui concerne la préfeuille, nous dirons qu'elle est *foliaire*, ou individualisée, lorsqu'elle diverge de l'axe; et qu'elle est *adcaulinare*, lorsqu'elle reste dépendante de l'axe sur toute sa longueur.

Chez les graines exalbuminées (auto-embryonnaires de SMIRNOVA, 1964), typiques des Hélobiales, et de quelques autres espèces prégermées, comme *Zostera*, par ex., c'est le protocorme de la plantule qui est chargé de réserves; la germination peut se faire d'emblée, bien que le protocorme puisse s'allonger notablement, chez les germinations épigées, par ex. Chez les graines albuminées, les plus répandues, la plantule a un comportement variable. A l'exception des espèces prégermées, celles des *Poaceae*, par ex., les plantules de *Liliopsida* présentent une longue phase hétérotrophe qui exige que le bourgeon axillaire soit extrait de la graine, tout en restant en liaison avec l'haustorium intraséminal, d'où l'allongement variable du protocorme. C'est ce que GATIN (1905) signalait en parlant de deux phases germinatives, la première correspondant à un achèvement de la maturation<sup>9</sup>. Nous-même avons souligné cette particularité par l'expression de « germination à reculons » (1982 : 22). Cet allongement du protocorme peut être considérable et suppose un transfert important des réserves<sup>10</sup>. C'est ce processus, inexistant chez les *Magnoliopsida*, qui faisait déjà l'admiration de SACHS (1862).

A l'exception de KLEBS (1881), dont la classification générale mettait de nombreux facteurs en jeu, les autres typologistes n'ont guère utilisé que deux à trois critères.

Le critère épigé/hypogé ne correspond guère à ce qu'il est chez les *Magnoliopsida*. Cependant, les germinations dites épigées, sont celles dont le protocorme, géofuge et aérien, a une fonction chlorophyllienne.

RICHARD (1811) distinguait les germinations admotives de celles qui sont rémotives, selon que l'allongement du protocorme est presque nul, ou que, inversement, il écarte sensiblement, et parfois considérablement, le bourgeon axillaire et la graine. GATIN (1905) et autres, à propos des Palmiers, combinaient ce critère avec celui d'une différenciation plus ou moins importante de la préfeuille. BOYD (1932), après avoir souligné la grande homogénéité fondamentale des germinations, reconnaissait cependant trois types, et proposait une classification phylogénique, selon laquelle un faible allongement du protocorme, ayant pour effet de raccourcir les trajets vasculaires, était une marque de progrès.

Nos examens seront exposés à l'inverse de l'ordre évolutif probable, c'est-à-dire que nous verrons d'abord les types les plus évolués, chez lesquels la notion de préfeuille s'impose aisément, puis nous terminerons par ceux chez lesquels la présence préfoliaire est plus difficile à admettre. Pour chaque groupe étudié nous rappellerons les principaux travaux d'embryologie, dont les résultats sont nécessaires à la compréhension des plantules.

### **Poaceae** (Fig. 3, 2).

Ce sont surtout les *Poaceae* qui ont alimenté les querelles entre les différentes écoles cotylédonaire. Près d'une centaine d'auteurs, depuis bientôt deux siècles, ont proposé plus d'une quinzaine d'hypothèses pour expliquer la structure d'une plante qui serait cotylédonaire, et tenter de justifier les anomalies que cet encombrant postulat implique. Toutes ces péripéties

9. Pour les espèces dont le développement séminal est précoce, nous utilisons plutôt le terme de prégermé. Cela est sans importance.

10. L'aspect physiochimique de ces transferts ne nous concerne pas.



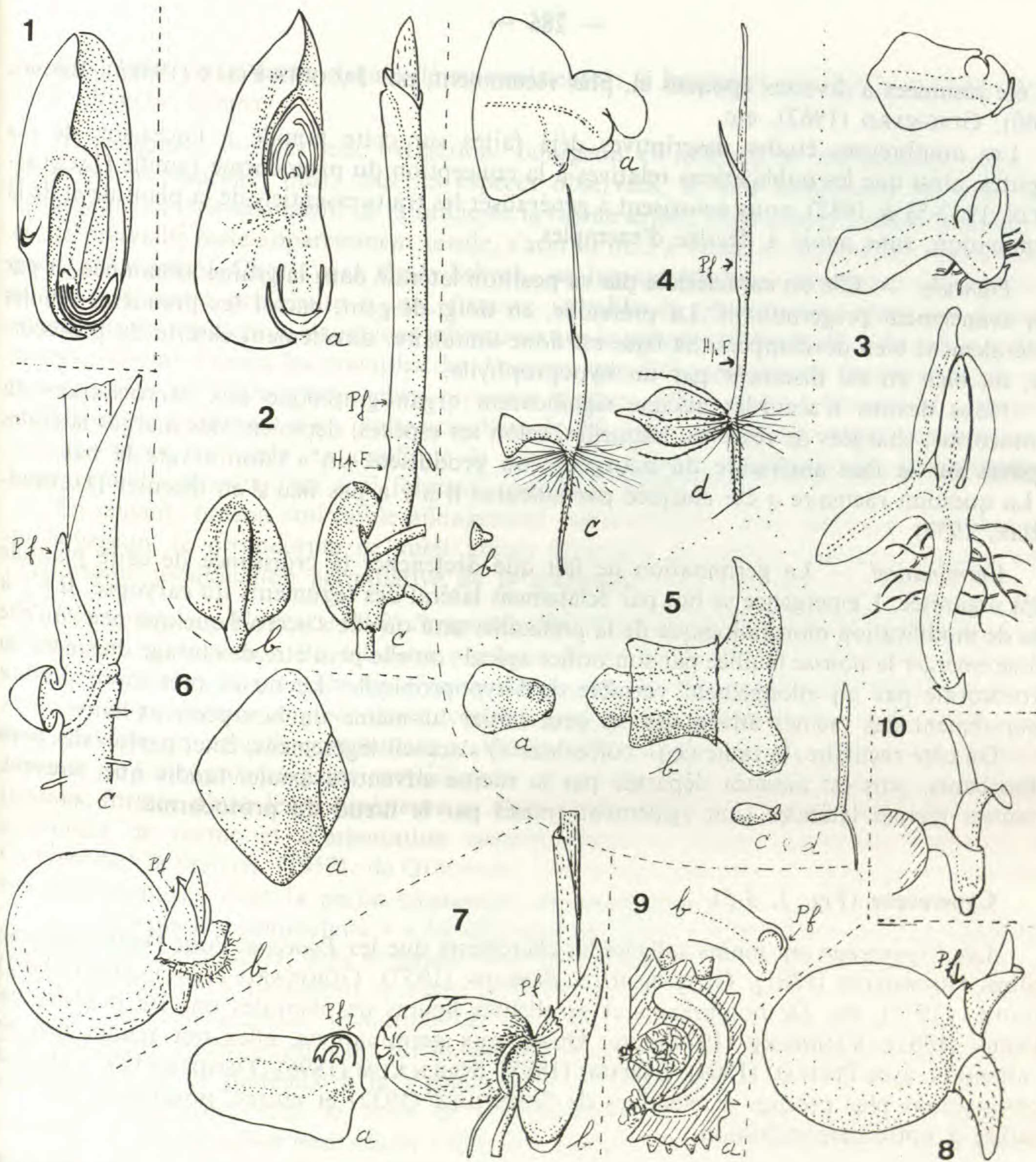


Fig. 3. — Plantules et germinations principalement admotives : 1, *Zostera maritima*, plantule type prégermé  $\times 26$ ; 2, *Zea mays*; a, plantule type prégermé (coupe)  $\times 4$ ; b, plantule de face  $\times 2$ ; c, germination (l'émission, vers le haut, d'une racine adventive du protocorme est fréquente)  $\times 2$ ; 3, *Carex atrata* (SCHNEIDER, 1932), évolution germinative  $\times 40$  environ; 4, *Scirpus lacustris*; a, plantule en coupe optique  $\times 30$ ; b, plantule extraite de la graine  $\times 4$ ; c, d, germinations, c, graine enlevée, d, avec akène, hypoprophylle développé, préfeuille aciculée  $\times 4$ ; 5, *Carex pendula*; a, b, plantule et germination, gaine micropylaire conservée  $\times 30$ ; c, d, deux états de germination  $\times 4$ ; 6, *Flagellaria guineensis*; a, plantule, vue de profil  $\times 30$ ; b, graine et germination, on reconnaît la base radiculaire pilifère  $\times 6$ ; c, jeune plante, partie haustoriale extraite de la graine, base radiculaire réduite à une cicatrice  $\times 6$ ; 7, *Raphia regalis*; a, plantule (coupe)  $\times 8$ ; b, germination d'une graine, la base radiculaire est restée à l'état de disque  $\times 2/3$ ; 8, *Culcasia striolata*, graine exalbuminée en cours de germination  $\times 2$ ; 9, *Cyrtosperma senegalensis*; a, plantule (coupe) dans la graine  $\times 4$ ; b, détail de la base radiculaire et du bourgeon axillaire; 10, *Hemerocallis fulva*, germination : préfeuille non divergente  $\times 2$ .



ont été résumées à diverses époques et, plus récemment, par JACQUES-FÉLIX (1958b), BROWN (1960), GUIGNARD (1962), etc.

Les nombreuses études descriptives déjà faites sur cette famille à l'occasion de ces disputes, ainsi que les publications relatives à la conception du protocorme ramifié (JACQUES-FÉLIX, 1957-58 & 1982), nous autorisent à généraliser les traits essentiels de la plantule et de la germination, sans avoir à décrire d'exemples.

*Plantule.* — Elle est caractérisée par sa position latérale dans la graine albuminée, et par son avancement prégerminatif. La préfeuille, en doigt-de-gant, enclot les premières feuilles généralement bien développées. Sa base est donc annulaire, directement exserte du protocorme, ou bien en est distancée par un hypoprophylle.

Nous devons n'accorder aucune signification organographique aux excroissances du protocorme, chargées de réserves, lesquelles, selon les espèces, déploient des marges latérales repliées sur la face antérieure du bourgeon, ou produisent un « talon » vers le bas.

La question racinaire a été élucidée par ailleurs; il n'y a pas lieu d'en discuter (JACQUES-FÉLIX, 1957).

*Germination.* — La germination ne fait que déclencher la croissance de cette plantule déjà organisée. L'émergence se fait par éclatement latéral des téguments du caryopse. Il n'y a pas de modification morphologique de la préfeuille, sauf qu'elle s'accroît quelque peu; qu'elle laisse émerger la pousse feuillée par son orifice apical; qu'elle peut être davantage distancée du protocorme par un allongement variable de l'hypoprophylle. Le nœud préfoliaire produit couramment des racines adventives, et peut initier lui-même un bourgeon axillaire.

Du côté racinaire, la radicule (« coléorhize ») s'accroît légèrement, émet parfois des poils absorbants, puis est aussitôt dépassée par la racine adventive axiale, tandis que, souvent, d'autres racines latérales sont également émises par le nœud du protocorme.

### Cyperaceae (Fig. 3, 3-5).

Les *Cyperaceae* ont moins sollicité les chercheurs que les *Poaceae*. Pour l'embryogenèse, citons HOFMEISTER (1861), GUTENBERG & SEMLOW (1957), GUIGNARD (1961), SHAH (1965), JUGUET (1971), etc. De nombreuses et excellentes figures de plantules ont été publiées par VEKEN (1965), VANHECKE (1974), etc. Quant aux germinations, elles ont retenu très tôt l'attention, avec POITEAU (1809), EBELING (1885), SCHLICKUM (1896), TIEGHEM (1897), etc. Les observations plus précises et étendues de SCHNEIDER (1932) et autres, pourraient très bien suffire à notre démonstration.

*Plantule.* — Disons aussitôt que les particularités morpho-anatomiques, signalées dès 1892 par DIDRICHSEN (*in* BOYD, 1932), selon lesquelles l'axe du protocorme subit des torsions, n'interviennent pas dans l'organographie. Elles ont pour résultat de rapprocher l'axilla de la base radiculaire; de les orienter vers l'embryotegium, et de permettre ainsi leur extraction simultanée, avec le moindre allongement du protocorme. Puis, elles s'effacent à la germination.

La plantule est axiale, généralement massive (type capité de MARTIN, 1946); l'haustorium est apical; la base est ceinturée par une gaine micropylaire (Oelschicht de SCHNEIDER, 1932), qui impose l'allongement du protocorme; l'axilla en occupe un secteur important; la préfeuille fait corps avec le protocorme, et présente généralement une dissymétrie prononcée par



prédominance de la partie distale (lèvre supérieure); le bourgeon ne montre souvent qu'une seule ébauche foliaire.

*Germination.* — Dès leur extraction, bourgeon et radicule se développent selon leur géotropisme respectif; puis, chez les espèces observées, la base radriculaire émet des poils absorbants, indépendamment de la saillie de la racine axiale. Chez *Carex pendula* Hudson, par ex., la préfeuille reste apparemment sessile, s'accroît de 3 à 4 mm, et la première feuille émerge par l'orifice apical. Chez *Carex flacca* Schreb., un hypoprophylle se développe simultanément et porte le nœud préfoliaire à une distance variable du protocorme. Dans ces dernières conditions, la production de racines adventives sur le nœud préfoliaire est plus précoce. Nous savons, surtout d'après les exemples des *Poaceae*, que l'allongement de l'hypoprophylle peut être fonction de l'éclaircissement chez certaines espèces. Chez *Scirpus lacustris* L., la gaine préfoliaire est prolongée d'un limbe aciculaire de 2 à 3 mm, ce qui a pu poser des questions à certains, alors que cela en confirme le caractère foliaire. Préfeuille et, éventuellement, hypoprophylle n'ont qu'un seul faisceau vasculaire médian.

En résumé, hormis son faible allongement supra-axillaire, juste nécessaire à l'extraction du bourgeon, le protocorme ne subit aucun étirement du secteur axillaire. Notons aussi l'importante modification germinative de la préfeuille.

*Discussion.* — POITEAU (1809) comparait déjà *Poaceae* et *Cyperaceae*<sup>11</sup>, en dessinant côte à côte une germination de *Cladium mariscus* et de Maïs. Depuis, plusieurs auteurs, en homologuant ainsi la plantule des *Cyperaceae* à celle des *Poaceae*, se sont placés devant les mêmes faux problèmes cotylédonaire; certains qualifiant la préfeuille de « gaine cotylédonaire », d'autres de « feuille gemmulaire ». VEKEN (1965 : 288), par ex., donnait la définition suivante : « Coléoptile ou gaine cotylédonaire : partie de l'embryon enveloppant les ébauches foliaires, formée d'une lèvre supérieure et d'une lèvre inférieure, laissant entre elles un pore germinatif de forme et d'orientation caractéristiques ». C'était également l'opinion de GUTTENBERG & SEMLOW (1957); de GUIGNARD (1961a) qui précisait : « coléoptile est pris dans son sens premier : c'est la partie engainante du cotylédon ».

La conception « gemmulaire » a été défendue par BOYD (1932), mais par le moyen d'une interprétation particulière, déjà proposée pour les *Poaceae*, et sur laquelle nous reviendrons (p. 317). ROTH (1955) partageait ce même point de vue, et comparait une plantule à maturité de *Carex* et une plantule immature de *Triticum*, pour tenir compte du décalage du développement. Enfin, s'appuyant sur l'histologie, JUGUET (1971 : 213) penchait aussi pour le rattachement de la préfeuille à la « gemmule ».

L'hypoprophylle, sous le nom de « mésocotyle »<sup>12</sup>, a également donné bien des cauchemars. Il a été utilisé pour étayer l'idée que chacun se faisait de la préfeuille : membre ou appendice. C'est ainsi que SHAH (1962) tenait ce raisonnement : « Le mésocotyle n'est ni un hypocotyle, ni un épicotyle, ni davantage un nœud ou un entrenœud, c'est un organe particulier qui a ses caractères propres ». Puis il ajoutait qu'attribuer le caractère foliaire à la préfeuille (sa « gaine cotylédonaire ») est incorrecte, car une feuille ne peut se former sur une autre feuille (son « cotylédon »)! Nous retrouvons donc la même argumentation spéieuse que pour les *Poaceae*.

11. Le rapprochement fait ici, à plusieurs reprises, entre plantules des *Poaceae* et des *Cyperaceae*, ne préjuge en rien des affinités réelles entre ces deux familles et, moins encore, de leur avancement évolutif respectif.

12. Terme employé initialement, et à meilleur escient, pour les *Gesneriaceae*.



### Flagellariaceae (Fig. 3, 6).

Les premières étapes du développement du *Flagellaria*, seul genre de cette famille, sont peu connues. SUBRAMANYAN & NARAYANA (1972) ont seulement étudié la formation du sac embryonnaire chez *F. indica* L., sans poursuivre leurs examens. Nous pouvons supposer que le type d'embryogenèse est identique à celui de familles voisines, comme les *Centrolepidaceae*, par ex. Quant à l'organogenèse, elle reste ignorée. Pour notre part, nous avons observé la plantule et la germination du *F. guineensis* Schum., espèce fort peu différente de *F. indica*.

*Plantule.* — La diaspore est une drupe. Même lorsque la pulpe est éliminée, rien n'indique la position de la plantule, car l'endocarpe est dépourvu d'embryotegium<sup>13</sup>. Ce n'est qu'après avoir enlevé soigneusement cet endocarpe, que l'emplacement de la plantule est visible vers le tiers supérieur de la graine, où elle est étroitement appliquée contre les téguments séminaux, près du funicule. La plantule a une forme lenticulaire, d'environ 1 mm de diamètre. Sur la face externe se distingue un cercle concentrique de 0,5 mm de diamètre. Une coupe longitudinale nous montre que le grand cercle correspond à la partie caulinaire, largement discoïde, et que le petit cercle est la radicule encastrée. En coupe transversale, nous reconnaissons l'existence d'un bourgeon axillaire, recouvert par les marges de la préfeuille, et aussi l'ébauche d'une racine endogène qui lui est diamétralement opposée.

Cette plantule est donc du type « embryon large » (MARTIN, 1946), que l'on connaît chez quelques autres familles alliées. Elle est caractérisée : par son faible développement relatif ; sa position périphérique ; son orientation radiale ; et surtout par son extrême contraction axiale<sup>14</sup>. Cependant, la plantule du *Flagellaria* répond bien à la définition de l'embryon coenogénétique, dont l'organogenèse est déjà parfaitement déterminée.

*Germination.* — La radicule prend une forme plus ou moins globuleuse à mesure de son émergence, et produit des poils absorbants. Ce n'est qu'après quelques jours qu'apparaît le bourgeon latéral, juste au-dessus de la radicule. La préfeuille, adossée au protocorme, a une forme triangulaire, et n'est pas nerviée. Lorsque les deux premières ébauches foliaires sont apparentes, la racine adventive émerge, généralement à l'opposé du bourgeon, mais parfois aussi en des points variables, y compris dans l'axe de la radicule. Elle atteint d'emblée un diamètre important en ré-utilisant certaines cellules de la radicule, les autres parties étant rejetées sur le côté, puis réduites à une cicatrice, seul vestige de son existence. Enfin, tige et racine s'accroissent selon leur géotropisme respectif. *La jeune plante, pour aussi longtemps qu'elle n'héberge pas de mycorhizes, ne produit aucune autre racine adventive, ni plus de trois à quatre feuilles, et ne dépasse pas 5 cm de hauteur.*

Ce processus germinatif, du type admotif, est donc très différent de celui de genres réputés apparentés : *Restio*, *Alexgeorgia*, et *Centrolepis*, dont le protocorme assimilateur soulève la graine au-dessus du sol (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 246).

13. Certains auteurs indiquent la présence d'un embryotegium. Pour nous, l'endocarpe est rompu irrégulièrement, et il n'y a évidemment pas de collier micropylaire.

14. Bien qu'étroitement plaquée contre les téguments séminaux, la plantule est donc bien radiale et non latérale comme le disait CLIFFORD (1970 : 31).



### Musaceae (Fig. 4, 2).

Malgré quelques différences morphologiques, les plantules des *Musaceae* et familles voisines, *Strelitziaceae*, *Heliconiaceae*, ont des germinations très comparables. GATIN (1908) a rapporté les excellentes études faites par WITMACK (1867), TSCHIRCH (1891), etc., sur *Ensete sp.* (= *Musa ensete* Gmel.), puis a observé lui-même plusieurs genres et espèces, dont *E. religiosum* (Dyb.) E. E. Cheesm. (= *Musa religiosa* Dybowski). Pour notre part nous avons examiné *Ensete ventricosum* (Welw.) E. E. Cheesm.

*Plantule.* — La graine a des téguments scléreux, épais, sauf dans la région micropylaire déprimée, perméable à l'eau, où un embryotegium facilite la germination. La plantule, courte mais robuste, est étroitement cernée, sauf à son apex haustorial, par un collier micropylaire; la base radicaire est tronquée; la racine adventive axiale, et plusieurs autres latérales, sont déjà bien ébauchées.

*Germination.* — La robustesse de la plantule se manifeste aussitôt. La base radicaire repousse l'embryotegium; le protocorme ne s'allonge guère, mais il s'épaissit et prend un aspect tubéforme. L'axilla ne subit donc pas d'allongement particulier; ses marges divergent pour produire une préfeuille engainante, sensiblement perpendiculaire au protocorme. La première feuille, abaxiale, émerge par l'orifice apical.

L'enracinement est très rapide: la base radicaire ne produit pas de poils absorbants, mais l'adventive axiale émerge aussitôt, et, peu après, les latérales, en nombre indéterminé (5-7), saillent à leur tour.

### Asparagaceae (Fig. 4, 3).

Ce sont surtout les organes chlorophylliens (cladodes) de cette famille homogène qui ont retenu l'attention. Cependant, les premières étapes du développement ont été étudiées par plusieurs auteurs, surtout chez *Asparagus officinalis* L.: l'embryogenèse par LONGEVIALLE (1973); la plantule et la germination par MIRBEL (1809); EVANS, 1909, cité par BOYD (1932), qui a également étudié quelques autres espèces; puis ROBBINS & BORTHWICK (1925); enfin, c'est MULLENDORE (1935) qui en a fait l'examen le plus complet.

*Plantule.* — La plantule occupe la partie médiane de la graine albuminée. Elle est cylindracée, légèrement courbe au sommet; l'axilla se situe près de la base radicaire tronquée. Le protocorme est parcouru par trois à quatre faisceaux vasculaires.

*Germination.* — Après s'être allongé de quelques millimètres, le protocorme se courbe brusquement en crochet au niveau supérieur du secteur axillaire. Celui-ci s'allonge sensiblement et s'épaissit, tandis que la préfeuille diverge modérément par ses marges et par sa partie distale, parfois partiellement vascularisée par entraînement (Fig. 13). L'axilla est donc largement ouverte. Le bourgeon produit immédiatement une première feuille rudimentaire de  $\pm 4$  mm, que MIRBEL (1809) considérait comme étant cotylédonaire. Le second entrenœud et les suivants sont, inversement, très allongés, mais ceci ne nous concerne plus. Par contre, l'établissement du futur complexe rhizomatique est très favorable à notre démonstration. Le



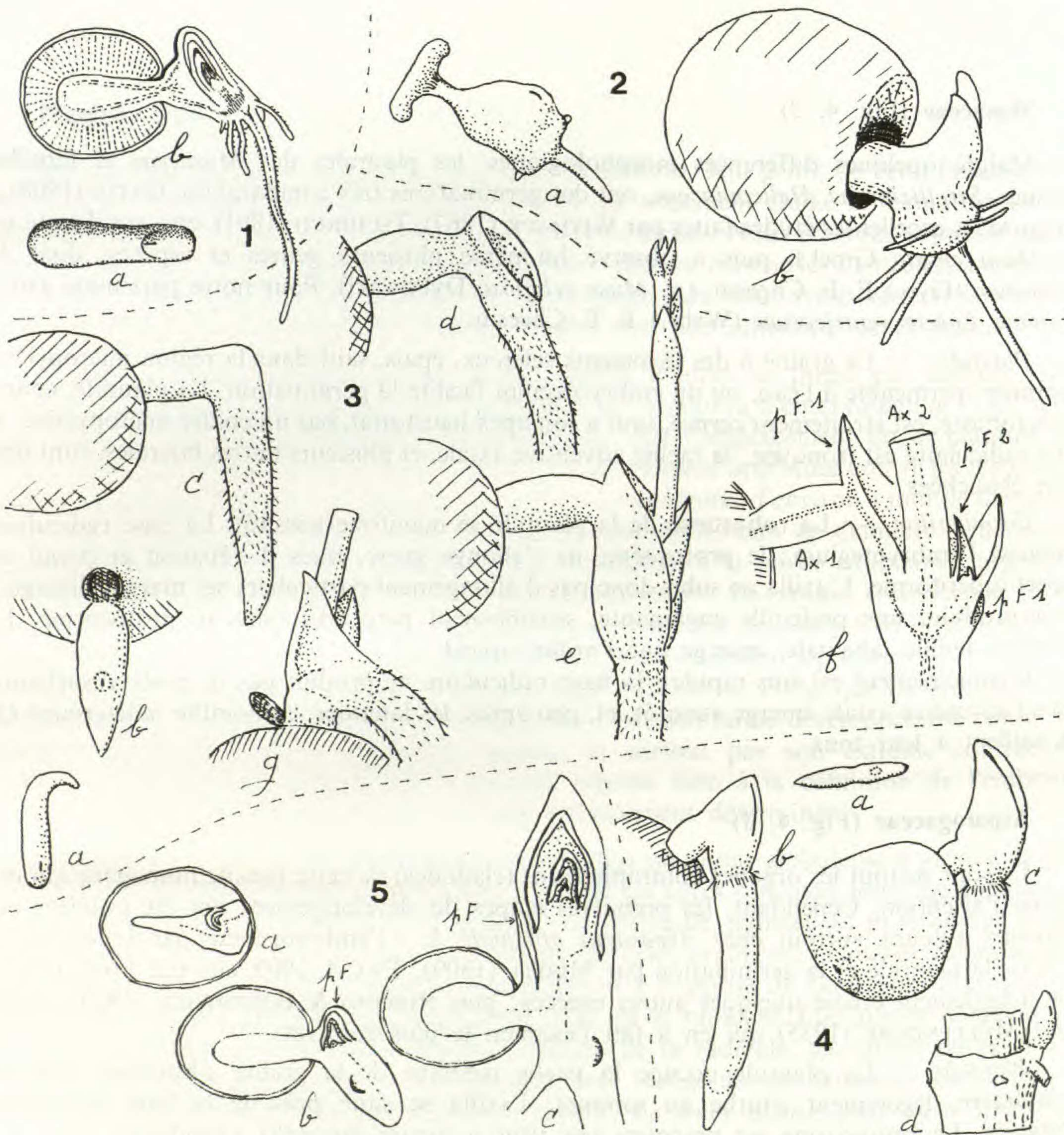


Fig. 4. — Germinations, principalement du type *Canna* : 1, *Canna sp.*; a, plantule (JUSSIEU, 1839)  $\times 4$ ; b, germination en coupe (RICHARD, 1811), p risperme figur  par des hachures radiales  $\times 3$ ; 2, *Ensete sp.*; a, plantule en germination extraite de la graine  $\times 2$ ; b, graine en germination  $\times 2$ ; 3, *Asparagus officinalis* (tout  $\times 6$ ); a, plantule; b,  mergence par soulvement de l'embryotegium, axilla vue de face; c, courbure g op te des secteurs axillaire et infranodal; d, ouverture de l'axilla; e, d veloppement du bourgeon; f, coupe de e : le premier bourgeon axillaire amorce la formation du rhizome, sa propre pr feuille est une r p tition de celle de la plantule; g, autre forme de germination. Selon d'autres germinations (Fig. 10, 2a') la partie foliaire de la pr feuille peut  tre plus d velopp e que celles figur es ici; 4, *Convallaria maialis* (tout  $\times 6$ ); a, plantule; b, c, germinations avec pr feuille partiellement libre; d, bourgeon axillaire de rhizome comparable   celui de la plantule; 5, *Bilbergia zebrina* (BOYD, 1932), s rie germinative (coupe); a, plantule dans la graine; b, germination, pr feuille peu d velopp e; c, germination plus avanc e, premi re feuille vascularis e.



bourgeon, initié à l'aisselle de la première feuille, évolue aussitôt, de sorte que sa propre préfeuille se situe au même niveau que celle du protocorme, et en est ainsi la réplique exacte.

Après que la base radicaire ait repoussé l'embryotegium extra-micropylaire, elle se couvre immédiatement de poils absorbants, puis elle est dépassée par la racine endogène. Comme l'ont indiqué les auteurs, il n'y a pas d'autres adventives issues du protocorme; ce sont les axes successifs du complexe rhizomatique qui fournissent l'appareil racinaire.

### Commelinaceae (Fig. 5, 1-4).

Leur développement a toujours intrigué les auteurs depuis MIRBEL (1810 : p. 19), qui a étudié *Commelina tuberosa* L. Dès 1878, SOLMS-LAUBACH a donné d'emblée une excellente description du *Tradescantia virginica* L., espèce qui allait être le sujet d'un important mémoire de GRAVIS (1898). Puis, HANSTEIN (1870), EBELING (1885), SARGANT & ARBER (1915), BOYD (1932), SOUÈGES (1958), MAHESHWARI & BALDEV (1958), CHIKKANNAIAH (1963), LAKSHMANAN (1978), YAMASHITA (1983), etc., ont étudié l'embryogenèse et le développement de diverses espèces, surtout de *Commelina*. Pour notre part, nous avons insisté sur la germination de *Commelina communis* L.

*Plantule.* — La compréhension de ce type de germination exige, plus que tous autres, de connaître les premières étapes de l'organogenèse. La plantule, à l'exception de l'apex haustorial en contact avec l'albumen, est étroitement ceinturée par un collier micropylaire, tandis que, du côté radicaire, un embryotegium facilite la germination. (Ces particularités ont été étudiées par GROOTJEN & BOUNAN, en 1981, sur *Stanfieldiella imperforata* (C. B. Clarke) Bren.). La plantule est claviforme, trapue, longue de 1,2 mm, et montre à peine l'orifice préfoliaire, situé assez haut sous l'haustorium. Une coupe sagittale montre que le bourgeon (apex et première ébauche foliaire) occupe une position presque centrale, ce qui faisait croire à SOLMS-LAUBACH (1878) que la « gemmule » était terminale. Il nous suffit de revenir aux études embryologiques précitées, y compris celle de SOLMS-LAUBACH lui-même, pour constater que le bourgeon axillaire est bien organiquement latéral, comme chez toutes les plantules de *Liliopsida*. Le protocorme est parcouru par deux faisceaux vasculaires, dont la jonction sur le nœud indique ce que sera le mode de vascularisation des axes feuillés chez les *Commelinaceae* en général.

L'appareil racinaire est déjà bien développé : une base radicaire importante, cinq racines adventives, dont une axiale et quatre latérales.

*Germination.* — Le protocorme s'accroît d'abord sans tropisme précis, puis il s'infléchit brusquement vers le bas, au niveau distal du secteur axillaire qui s'allonge et s'épaissit sensiblement pour devenir tubulaire. Enfin, le secteur infranodal et la base radicaire poursuivent leur croissance géopète, tandis que le secteur axillaire a une croissance géofuge. De sorte que, si nous prenons l'exemple d'une graine solidement ancrée au substrat, cette croissance bipolaire a pour effet d'enterrer plus profondément la base radicaire et, inversement, de porter la partie distale du secteur axillaire hors du sol, en entraînant le secteur supra-axillaire, dont l'allongement, passif et à contre-sens, « va du même pas » (BOYD, 1932). La suite du développement est normale : le secteur supra-axillaire reste grêle, il peut atteindre jusqu'à 6 cm sur les germinations dont la graine a été profondément enterrée, ou n'ayant reçu



qu'un éclairage réduit<sup>15</sup> ; le bourgeon s'accroît à l'intérieur de l'axilla avant d'émerger par l'orifice apical. Toutefois, fréquemment, la croissance géofuge de l'axilla s'accroît et diverge au-delà du point de courbure en entraînant l'un des deux faisceaux vasculaires jusqu'à l'apex.

Le secteur infranodal est lui-même de longueur variable, selon les conditions de germination, et persiste sur la plante adulte. La base radulaire s'épanouit en une élégante collerette pourvue de poils absorbants ; elle est dépassée par la racine adventive axiale, tandis que les quatre racines adventives latérales émergent à leur tour.

Les descriptions habituelles de ce type de germination montrent les inconséquences du mythe cotylédonaire. L'axilla tubulaire est qualifiée de « gaine cotylédonaire », quand ce n'est pas de « cotylédon » ; le secteur supra-axillaire devenant alors un simple « stipe » de raccordement avec l'haustorium ; la partie préfoliaire libre serait une « ligule », ou, pour GRAVIS (1943) par ex., un « coléoptile », etc. Pour nous, malgré ces modifications spectaculaires, c'est le protocorme qui s'étend de l'haustorium à la base radulaire, et qui produit un bourgeon latéral.

### Araceae.

Cette famille est très hétérogène, y compris par son embryogenèse et par ses plantules, dont le type varie selon que les fruits, drupacés ou bacciformes, ont des graines albuminées ou non. Les premières études ont débuté avec MIRBEL (1810) et se sont poursuivies, assez nombreuses, jusqu'à nos jours. GATIN (1921) avait commencé une étude plus générale, qui est restée inachevée et a souffert d'une publication posthume<sup>16</sup>. En raison de cette complexité nous ne reprenons donc pas l'examen de cette famille et ne figurons que trois types de plantule (Fig. 3, 8, 9 ; 5, 5). Nous ajoutons les *Culcasia* à la liste des espèces à plantule chlorophyllienne (YAKOVLEV & ZHUKOVA, 1980).

### Areaceae (Fig. 3, 7 ; 6, 1-3).

La germination des Palmiers a fait l'objet de nombreuses observations, dont les premières, selon l'historique de GATIN (1905), sont très anciennes. Par contre, les études d'embryogenèse, qui nous permettent de mieux comprendre la structure des plantules, sont beaucoup plus récentes. Elles sont dues surtout à l'école indienne : RAO (1959), BIRADAR & MAHABALE (1968), KALKARNI & MAHABALE (1974), etc. ; mais aussi à GUIGNARD (1961b), ROBERTSON (1976), HACCIUS & PHILIP (1979), etc.

*Germination.* — La typologie, établie principalement par MARTIUS (1823-1850)<sup>17</sup>, GATIN (1905), etc., d'après la diversité des modes germinatifs, a été conservée par TOMLINSON (1960), VALLADE (1966), etc. Elle convient parfaitement à nos préoccupations, et nous permet de généraliser. Nous dirons seulement préfeuille quand les auteurs disaient « ligule ».

1. Type admotif-préfolié. — L'allongement du protocorme se limite à l'extraction de la base radulaire et de l'axilla. Un bourrelet supra-axillaire fixe la plantule à la graine, sans

15. Les plantes ainsi obtenues ont des difficultés à reprendre leur croissance, les feuilles ne parvenant pas à se dégager.

16. Ch.-L. GATIN (1877-1916).

17. Il convient de rappeler la contribution de Hugo von MOHL à la partie anatomique de l'œuvre de MARTIUS.



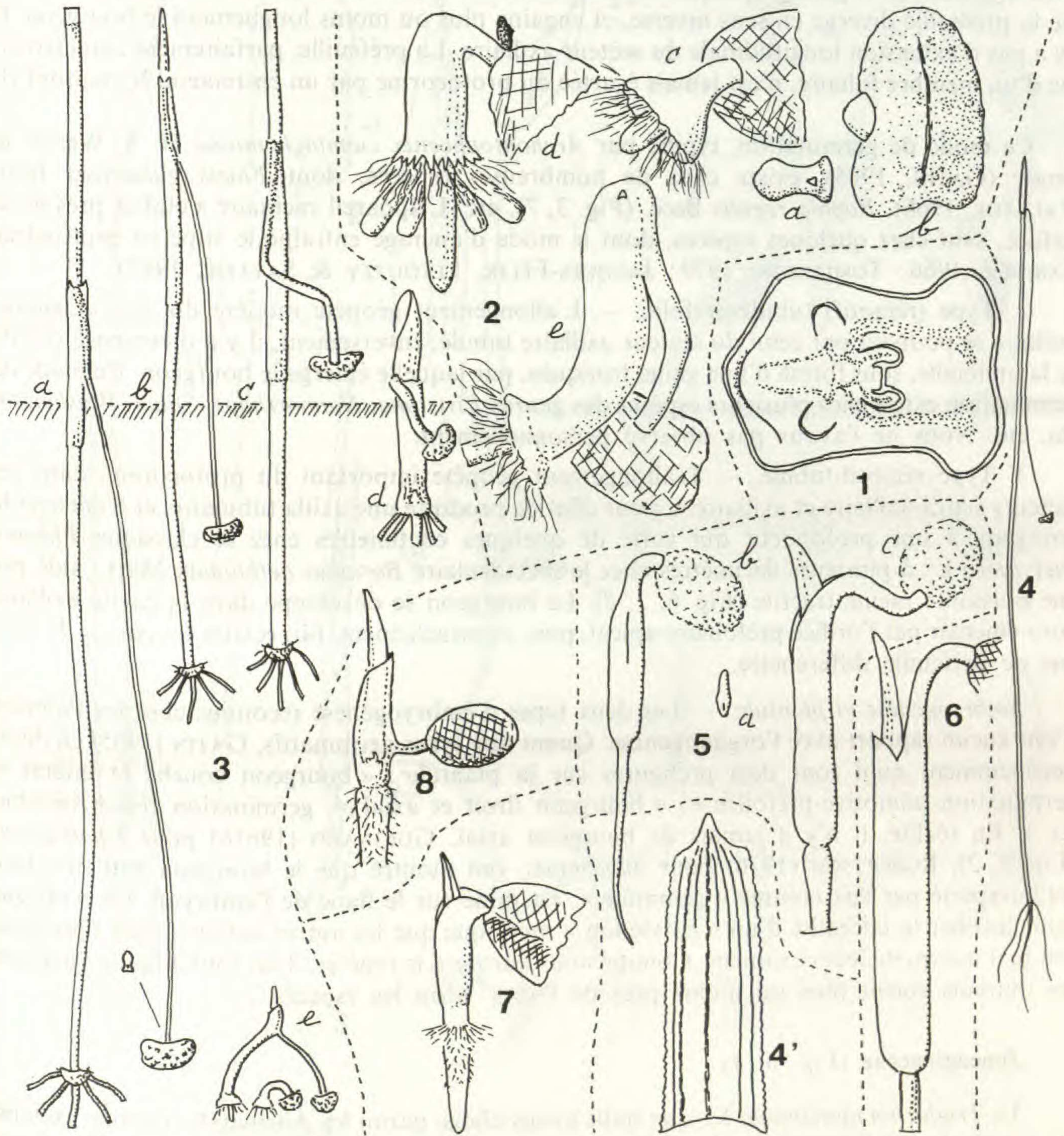


Fig. 5. — Plantules et germinations du type *Commelina* : 1, *Commelina forskalaei*, coupe (non exactement sagittale) de plantule (MAHESWARI & BALDEV, 1958)  $\times 40$ ; 2, *C. communis* (tout  $\times 8$ ); a, plantule; b, graine sur le point de germer; c, d, e, états successifs de germination; 3, *C. communis* (tout  $\times 2$ ), germinations selon l'étiollement; a, semé à 5 cm de profondeur; b, à 1 cm; c, graine hors du sol; d, soumise à un meilleur éclairage; e, mécanisme du développement (schéma); 4, *Tradescantia*, germination avec allongement considérable du secteur infranodal  $\times 2/3$  (GRAVIS, 1898); 4', préfeuille sur axe feuillé, étalée  $\times 2$ ; 5, *Arum italicum* (tout  $\times 3$ ); a, plantule; b, c, deux états de germination; 6, *Narcissus pseudo-narcissus*, germination  $\times 2$ ; 7, *Hosta glauca*, germination, la première feuille sera immédiatement pétiolée  $\times 4$ ; 8, *Chlorophytum comosum*, germination  $\times 4$ ; lorsque la graine est plus profondément enterrée, les secteurs supra- et infra-axillaires sont beaucoup plus allongés.



autre signification organographique. La base radriculaire s'accroît dans le sens géopète, tandis que la préfeuille diverge en sens inverse, et engaine plus ou moins longuement le bourgeon. Il n'y a pas d'extension longitudinale du secteur axillaire. La préfeuille, parfaitement caractéristique d'un membre foliaire, n'est jamais écartée du protocorme par un entrenœud hypoprophylle.

Ce mode de germination, typifié par *Archontophoenix cunninghamiana* H. A. Wendl. & Drude (GATIN, 1905), existe chez de nombreuses espèces, dont *Elaeis guineensis* Jacq. (VALLADE, 1966), *Raphia regalis* Becc. (Fig. 3, 7), etc. L'appareil racinaire s'établit près de la surface, sauf chez quelques espèces, dont le mode d'ancrage entraîne le stipe en profondeur (CORNER, 1966; TOMLINSON, 1979; JACQUES-FÉLIX, LETOUZEY & SATABIÉ, 1982).

2. Type (rémotif) tubulé-préfolié. — L'allongement géopète modéré du secteur supra-axillaire se poursuit par celui du secteur axillaire tubulé. Inversement, il y a divergence distale de la préfeuille, sous forme d'une gaine tronquée, par laquelle émerge le bourgeon. Ce mode de germination existe chez plusieurs espèces des genres *Livistona*, *Nannorrhops*, *Sabal*, *Washingtonia*, etc. Nous ne l'avons pas observé personnellement.

3. Type rémotif-tubulé. — L'allongement géopète important du protocorme, dans ses secteurs supra-axillaire et axillaire, a pour effet de produire une axilla tubulaire, et d'enterrer le bourgeon à une profondeur qui varie de quelques centimètres chez le classique *Phoenix dactylifera* L., à plusieurs décimètres chez le spectaculaire *Borassus aethiopum* Mart., aidé par une puissante racine tractile (Fig. 6, 1, 2). Le bourgeon se développe dans la cavité axillaire pour émerger par l'orifice préfoliaire apical, puis, éventuellement, fait éclater les parois. Il n'y a pas de préfeuille différenciée.

*Embryogenèse et plantule.* — Les deux types d'embryogenèse reconnus chez les Palmiers n'ont aucun rapport avec l'organogenèse. Quant aux types germinatifs, GATIN (1905) en disait pertinemment qu'il sont déjà préfigurés sur la plantule : « bourgeon courbe et latéral = germination admotive-préfoliée »; « bourgeon droit et axial = germination rémotive-tubulée ». En réalité, il n'y a jamais de bourgeon axial. GUIGNARD (1961b) pour *Chamaerops* (Fig. 2, 2), ROBERTSON (1976) pour *Jubaeopsis*, ont montré que le bourgeon axillaire, bien qu'interprété par eux comme « gemmule », est initié sur le flanc de l'embryon. Ce n'est que pour justifier la latéralité d'un « cotylédon » mythique que les autres auteurs, cités plus haut, ont mal interprété leurs examens. Comme nous aurons à le répéter, il est tout à fait normal que les initiums soient plus ou moins près de l'apex selon les espèces.

### Juncaginaceae (Fig. 6, 4).

Le *Triglochin maritimum* L., que nous avons choisi parmi les Alismatales comme exemple de germination épigée, a été l'objet d'observations de JUSSIEU (1839), SCHLICKUM (1896), BOYD (1932), etc. Pour leur part, GUTTENBERG (1960), YAMASHITA (1970), ont surtout insisté sur la rhizogenèse<sup>18</sup>.

La graine est exalbuminée et la plantule linéaire. Le protocorme, de structure simple, n'a qu'un seul faisceau vasculaire; l'axilla est basale.

18. Nous ne citons pas quelques autres études portant sur diverses Fluviales, qui n'ajouteraient rien à notre démonstration.



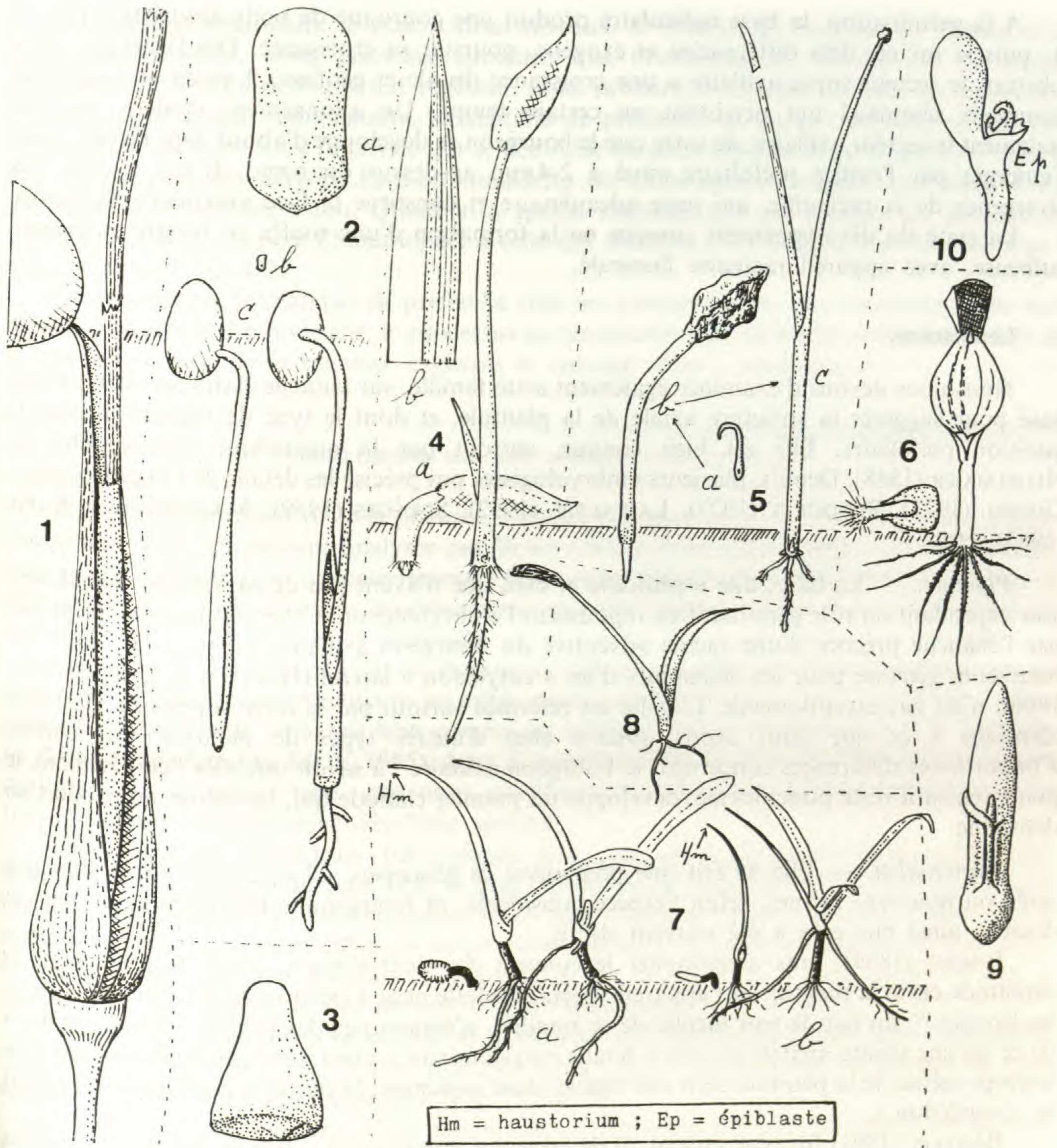


Fig. 6. — Plantules et germinations de Palmiers et du type *Alisma* : 1, *Borassus aethiopum*  $\times 2/3$ ; 2, *Phoenix canariensis*; a, plantule  $\times 8$ ; b, c, plantule et deux états de germination  $\times 2/3$ ; 3, *Chamaerops excelsa*, plantule  $\times 12$ ; 4, *Triglochin maritimum*; a, deux états de germination  $\times 4$ ; b, préfeuille de bourgeon axillaire  $\times 2$ ; 5, *Allium porrum*; a, plantule extraite de la graine et germination  $\times 4$ ; c, germination plus avancée  $\times 1$ ; 6, *Costus speciosus* (BOYD, 1932), deux états de germination, secteur supra-axillaire laminé  $\times 2,5$ ; 7, Alismatales (KAUL, 1978); a, *Limnocharis flava*, racine adventive tardivement suppléée par adventives du bourgeon  $\times 3$ ; b, *Alisma subcordatum*, base radulaire pilifère sans racine adventive du protocorme, les premières racines sont celles du bourgeon  $\times 1,5$ ; 8, *Agave americana* (TROLL, 1962); 9, *Aponogeton distachyum* (DUTAILLY, 1875), montrant la préfeuille adcaulinaire ouverte en fenêtre; 10, *Tamus communis* (imité de BURKILL, 1949); plantule sans préfeuille, avec épiblaste  $\times 10$ .



A la germination, la base radicaire produit une couronne de poils absorbants (Fig. 9, 8); puis la racine, déjà différenciée et exogène, poursuit sa croissance. Dès l'ancrage sur le substrat, le secteur supra-axillaire a une croissance distale et géofuge, il verdit et soulève les téguments séminaux qui persistent un certain temps. Un allongement modéré concerne également le secteur axillaire, de sorte que le bourgeon se développe d'abord dans l'axilla avant d'émerger par l'orifice préfoliaire situé à 2-4 mm au-dessus du nœud. Il n'y a donc pas divergence de la préfeuille, qui reste adcaulinaire et constitue la face antérieure de l'axilla.

La suite du développement consiste en la formation d'une touffe en rosette et à demi-bulbeuse, avec appareil racinaire fasciculé.

### Lemnaceae.

Nous nous devons d'examiner également cette famille, sur laquelle BAILLON (1891) s'était basé pour suggérer la structure axiale de la plantule, et dont le type de végétation pose la question préfoliaire. Elle est bien connue, surtout par la magnifique monographie de HEGELMAIER (1868). Depuis, plusieurs embryologistes ont précisé les détails de l'organogenèse : GOEBEL (1921), BLODGETT (1923), LAWALRÉE (1952), SOUÈGES (1959), MAHESWARI & KAPIL (1963), etc.

*Plantule.* — La base, dite « pédicelle », bien que n'ayant pas de caractères radiculaires, joue cependant un rôle germinatif en repoussant l'embryotegium. Cette carence est compensée par l'ébauche précoce d'une racine adventive du bourgeon axillaire. La position basale du bourgeon, gênante pour les défenseurs d'un « cotylédon » latéral (HACCIUS & LAKSHMANAN, 1966), n'est pas exceptionnelle. L'axilla est refermée surtout par la lèvre supérieure, de façon identique à ce que nous avons observé chez d'autres types de plantule. Par contre, d'importantes différences concernent le bourgeon axillaire : à savoir que, dès l'état séminal, le point végétatif reste punctiforme, développe un premier cladode qui, lui-même, en produit un deuxième.

*Germination.* — Elle ne fait que poursuivre ce processus. Chaque cladode produit une seule ou plusieurs racines, selon l'espèce considérée, et bourgeonne latéralement de part et d'autre, ainsi que cela a été souvent décrit.

JUSSIEU (1839), sans abandonner le concept du « cotylédon », avait déjà pressenti la similitude entre la plantule et l'appareil végétatif adulte chez *Lemna trisulca* L. Il estimait que les frondes<sup>19</sup>, du fait de leur faculté de se ramifier, n'étaient pas des feuilles; s'étonnant alors de ce qu'une plante aphyllé ait une « feuille cotylédonnaire » aussi développée, il suggérait que le corps même de la plantule était une tigelle, dont seulement la partie engainante représentait le « cotylédon ».

BAILLON (1891) fut plus radical. Il déduisit des ramifications répétées du *Wolffia arrhiza* (L.) Wim., que la plantule (embryon) est elle-même un axe, dont le point végétatif est un rameau. Enfin, LAWALRÉE (1952) fit également ce rapprochement : « La constitution de l'embryon adulte de *Lemna minor* est tout à fait celle d'une fronde végétative de *Wolffia arrhiza* (L.) Wim... ».

19. L'habitude a été prise d'appeler « fronde » l'appareil chlorophyllien des *Lemnaceae*. Le terme de cladode me paraît mieux correspondre à la réalité.



La question préfoliaire se pose à deux niveaux. 1° A celui de la plantule, formée d'un protocorme évident, nous pouvons admettre que l'occlusion de l'axilla est de nature préfoliaire. 2° A celui de l'appareil végétatif, nous savons que chaque cladode est constitué : a) d'une partie axiale rudimentaire, susceptible de produire, de part et d'autre, un cladode dérivé ; b) d'une expansion foliarisée qui se dédouble en deux feuillets entre lesquels se situe la base de ces cladodes dérivés. Peut-on considérer cet emboîtement comme équivalent d'une préfeuille ? Probablement non. Quant à la spathe rudimentaire qui entoure les deux fleurs terminales, ♀ & ♂, on peut l'homologuer à celle des *Araceae*, c'est-à-dire à une bractée, non à une préfeuille<sup>20</sup> (p. 322).

En conclusion, le manque de préfeuille chez les *Lemnaceae* est une conséquence de leur réduction générale. En revanche, le processus de ramification des cladodes reste un bon test de la structure axiale de la plantule excluant le concept d'un « cotylédon ».

#### CONCLUSIONS SUR LES FORMES GERMINATIVES

L'évolution germinative de la plantule, surtout en rapport avec le mode de vie des espèces concernées, a été amplement analysée par BOYD (1932). Pour notre propos sur la préfeuille, nous avons constaté que le recouvrement, relativement simple et peu varié de l'axilla chez la plantule, subit d'importantes modifications morphologiques, dues aux corrélations de croissance entre protocorme et préfeuille.

En conséquence, nous plaçons les *Poaceae* en tête de la lignée évolutive de ces rapports, en raison de ce que le secteur axillaire ne subit aucun allongement, et que la préfeuille, même lorsqu'elle reste sessile, apparaît bien comme un membre foliaire du bourgeon. Les plantules de *Zosteraceae* (JACQUES-FÉLIX, 1985), dont *Z. maritima* (Fig. 3, 1), et de *Cymodoceaceae* sont également de ce même type, que nous qualifions de type Poa. Il faut ajouter que ces transformations interviennent dès l'état séminal.

Les *Cyperaceae*, que KLEBS (1881) plaçait, non sans raison, dans une section particulière, se situent à la charnière du type Poa, le plus évolué, et de ceux qui le sont moins, de sorte qu'elles interviennent fort heureusement dans notre démonstration. En effet, alors que la plantule, massive et souvent difforme, ne prédispose guère à la reconnaissance d'une préfeuille, celle-ci se révèle remarquablement à la germination ; et, de plus, par ses larges rapports avec le protocorme, elle impose le fait de son origine histologique.

Nous avons ensuite des germinations admotives avec préfeuille foliaire peu développée, telle celle de *Flagellaria* (Fig. 3, 6) et quelques autres, que nous pouvons rapprocher du type admotif-préfolié de certains Palmiers (Fig. 3, 7).

Les germinations suivantes, dont *Ensete* nous a fourni un exemple, se rapportent au type C de BOYD. Après allongement modéré du secteur supra-axillaire, il y a brusque manifestation des géotropismes inverses du bourgeon préfolié et de la base radulaire. L'axilla s'accroît dans ses différentes dimensions, sans étirement longitudinal, de sorte que la préfeuille, bien que sessile et largement adhérente au protocorme par sa base annulaire, apparaît bien comme un membre foliaire du bourgeon qu'elle engaine. De nombreuses espèces se rapportent à ce type germinatif, surtout chez les Scitaminales (*Costus* excepté), dont *Canna*, souvent étudié depuis

20. Homologie très raisonnable quand on sait l'apparentement entre ces deux familles (GUIGNARD, 1963 ; DAHLGREN, CLIFFORD & YEO, 1985 ; etc.).



GAERTNER (1788), que nous prenons pour Type. De manière générale, le protocorme est robuste; la vascularisation est assurée par entraînement des faisceaux, subdivisés ou non, du protocorme.

La germination d'*Asparagus officinalis*, que BOYD plaçait dans son type B, en raison de ce que la préfeuille (sa « ligule ») est moins bien définie et non vascularisée (nous avons vu qu'elle pouvait l'être par entraînement), préfigure celles dont le bourgeon est variablement écarté de la graine, soit par allongement du secteur supra-axillaire, soit par celui du secteur axillaire, soit encore par les deux. En effet, nous avons noté chez cette espèce : a) qu'il y avait concurremment extension proximale du secteur axillaire et divergence distale de la préfeuille; b) que les rapports entre ces deux parties étaient fluctuants. Dans le cas d'*Asparagus*, l'axilla est entièrement ouverte, mais chez d'autres espèces, comme *Convallaria maialis*, par ex. (Fig. 4, 4), soigneusement décrit par IRMISH (1856), l'axilla n'est ouverte que dans sa partie distale.

Les germinations variées de *Commelinaceae* accentuent ces différentes structures : a) Chez celle de *Tradescantia virginica*, dont GRAVIS (1898) a fait une étude exhaustive, la divergence distale de l'axilla est importante, sans allongement notable de la partie proximale (ne pas confondre avec le secteur infranodal dont la croissance peut être considérable au gré de l'étiollement, Fig. 5, 4). b) Chez *Commelina*, que nous avons vu en détail, la divergence distale est variable au gré des conditions de culture, tandis que l'allongement proximal est toujours important. c) Enfin, chez *Tinantia*, par ex., la divergence distale est pratiquement nulle, de sorte que le secteur axillaire est exclusivement tubulaire.

Nous retrouvons la première structure chez *Chlorophytum*, par ex., dont la divergence de la préfeuille s'effectue comme chez les germinations admotives, sauf qu'elle n'est pas vascularisée, et que le secteur supra-axillaire reste grêle, et a la faculté de s'allonger sous étiollement (Fig. 5, 8). Rarement on peut observer une faible croissance proximale de l'axilla, avec entraînement du faisceau axillaire, ce qui annonce les formes suivantes.

Le type de croissance bipolaire de *Commelina* s'observe chez toutes les espèces dont les auteurs disent qu'elles sont pourvues d'une « gaine inférieure » et d'une « gaine supérieure », ou d'un « ochréa », etc. Nous l'avons cité pour plusieurs palmiers (p. 294) sous le nom de germination tubulée-préfoliée; il s'observe chez *Merendera*, *Wachendorfia*, etc.

Enfin, les formes germinatives chez lesquelles le secteur axillaire est essentiellement tubulaire et la divergence foliaire nulle ou négligeable, sont partagées par un grand nombre d'espèces. Pour la plupart d'entre elles, le secteur supra-axillaire passe progressivement à l'axilla tubulaire, sans qu'il y ait courbure ni brusque changement de diamètre. Certaines espèces sont peu endogées et les deux secteurs distaux restent assez courts, comme chez *Hosta* (Fig. 5, 7), *Hemerocallis* (Fig. 3, 10), par ex., etc. En revanche, les deux secteurs des espèces profondément enterrées sont plus allongés et réagissent ensemble au géotropisme positif, comme *Arum*, *Narcissus* (Fig. 5, 5, 6), par ex., etc.

En raison de ce que ces différentes modalités sont représentées chez les *Commelinaceae*, nous les groupons sous le type *Commelina*. Elles permettent de suivre tous les états allant de la préfeuille foliaire à la préfeuille adcaulinaire. Celle-ci résulte de ce que l'axilla, qui est initialement isodiamétrique, devient plus ou moins longuement tubulaire au cours de la germination, sans que la structure en soit modifiée : la partie dorsale est axiale (protocorme) avec sa vascularisation propre; la partie frontale est préfoliaire, non ou accessoirement vascularisée. En conclusion, tout allongement du secteur axillaire modifie automatiquement le comportement de la préfeuille.



En ce qui concerne les germinations qui présentent une croissance bipolaire de l'axilla, nous pourrions distinguer celles dont la croissance distale est exclusivement préfoliaire, de celles dont cette croissance concerne l'ensemble du secteur axillaire, ainsi qu'en atteste l'entraînement des faisceaux vasculaires. Au niveau des conclusions générales, cette distinction importe peu.

Enfin, avec l'exemple du *Triglochin*, nous aboutissons aux formes germinatives du type A de BOYD, qui suppose des graines légères, peu ou pas albuminées. Il s'observe dans des groupes divers, surtout chez les Hélobiales (*Alismatiflorae*), dont KAUL (1978) a rapporté quelques exemples (Fig. 6, 7). Nous le qualifions de type Alisma. Lorsque le secteur supra-axillaire est laminé, comme chez les *Costus* (Fig. 6, 6) et diverses *Bromeliaceae*, cela ne change rien à sa structure axiale.

Plusieurs auteurs, CHOUARD (1931) à propos des Scillées, BOYD (1932) d'une manière générale, ont justement fait remarquer qu'il n'y a pas de différences organographiques entre les germinations de type Commelina (endogées) et celles de type Alisma (épigées). Chez les premières, l'enfoncement de l'axilla tubulaire est compensé par la croissance géofuge simultanée du bourgeon; chez les épigées l'axilla reste plus courte et la croissance du bourgeon est plus tardive.

En résumé, à partir de la structure simple des plantules, les formes germinatives se suivent en une série continue. Les quelques cas particuliers que l'on peut observer (*Dioscorea*, par ex., p. 323), sont toujours réductibles à leur structure de protocorme ramifié.

#### FORMES DES PRÉFEUILLES GERMINATIVES

1. Préfeuilles foliaires, divergentes du protocorme; vascularisées.
  - a) Préfeuille à divergence séminale; vascularisation propre; souvent avec hypoprophylle (**Type Poa**).
  - b) Préfeuille à divergence germinale; vascularisée par entraînement et subdivision des faisceaux du protocorme; sessile (**Type Canna**).
2. Préfeuilles au moins partiellement adcaulinaires (axilla tubulaire); non vascularisées, ou par extension des faisceaux latéraux du protocorme.
  - c) Secteur supra-axillaire souvent plus grêle que l'axilla et non chlorophyllien. Préfeuille exclusivement frontale d'une axilla tubulaire fermée, parfois bipolaire par divergence distale de l'axilla (**Type Commelina**).
  - d) Secteur supra-axillaire chlorophyllien et géofuge. Préfeuille adcaulinaire fermée, ou parfois en boutonnière par extroversion des marges (**Type Alisma**).

#### VASCULARISATION DE LA PLANTULE (Fig. 7)

Nous accordons moins d'importance qu'autrefois aux nombres et trajets vasculaires, qui sont un élément de la structure, mais ne la détermine pas. Cependant, chez la plantule, ces caractères, simples et caractéristiques, complètent nos données sur les premières étapes de l'organogenèse.



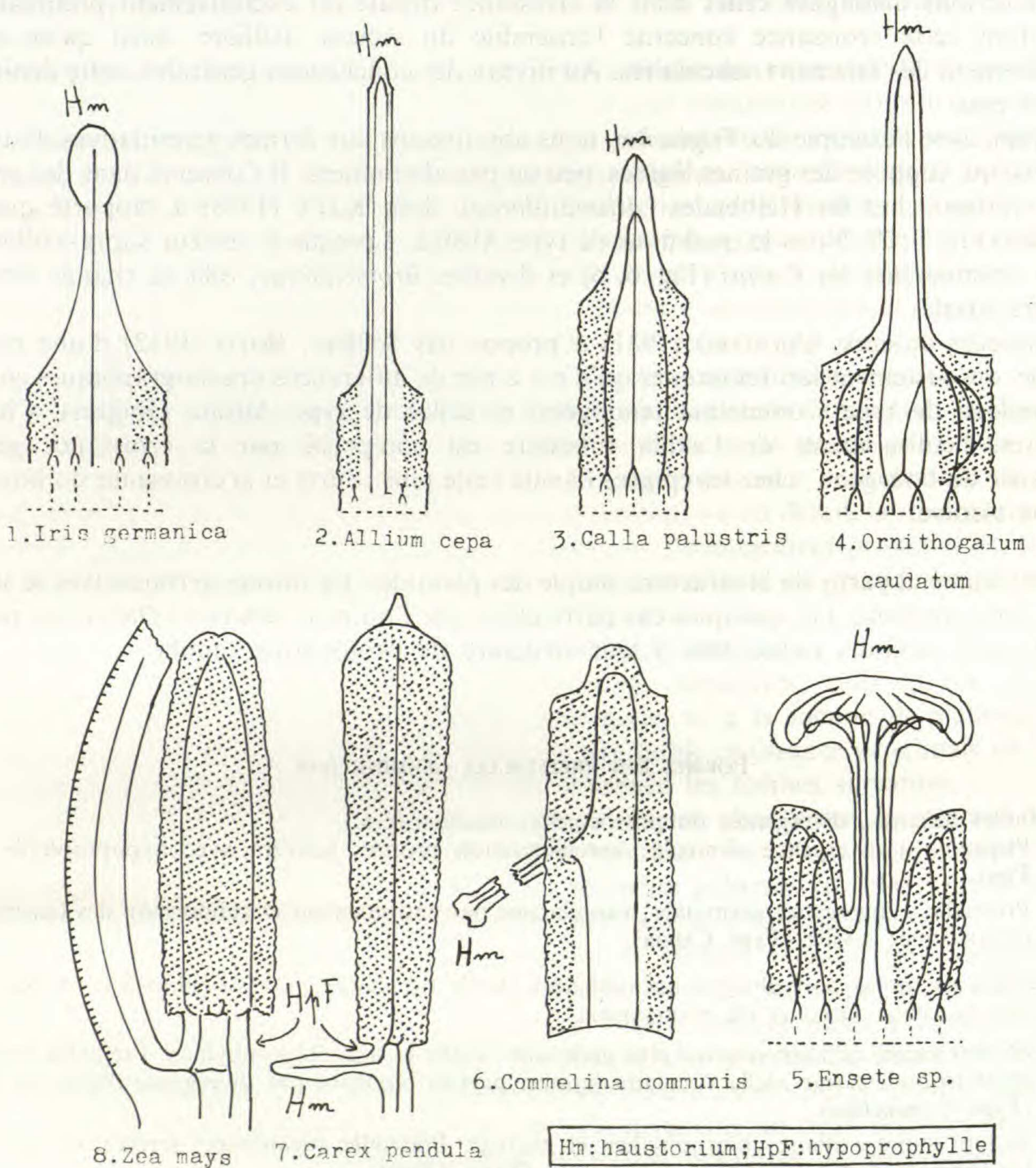


Fig. 7. — Vascularisation protocorme/préfeuille (schémas); le trait tremblé représente la partie fendue de la préfeuille engainante ou adcaulinaire. De 1 à 4, préfeuille entièrement adcaulinaire : 1 et 2, préfeuille non vascularisée ; 3, faisceaux légèrement déplacés dans la préfeuille ; 4, faisceaux subdivisés dans la préfeuille. — 5, 6, préfeuille partiellement divergente du protocorme : 5, faisceaux entraînés et subdivisés dans la préfeuille ; 6, un des deux faisceaux entraîné dans la partie libre de la préfeuille. — 7, 8, préfeuille entièrement foliaire, vascularisation indépendante : 7, un seul faisceau ; malgré la non apparence extérieure d'un hypoprophylle, il y a un léger entraînement du faisceau du protocorme ; 8, deux faisceaux dans la préfeuille, hypoprophylle déjà plurivascularisé. (De 1 à 5, GRAVIS, 1943).



*Protocorme.* — Les nombres des faisceaux, observés et répertoriés par BOYD (1932), complétés par ceux de GRAVIS (1943), et les nôtres, etc., varient de 1 à 15. Exactement, ces nombres, observés sur coupe transversale, incluent les faisceaux latéraux préfoliaires éventuels (Fig. 2, 5). Ils sont diversement impairs ou pairs, le nombre 2 étant le plus fréquent chez ces derniers. La plupart des auteurs, malgré leur conviction cotylédonaire, admettent la présence d'une vascularisation axiale. Ce n'est que chez les plantules prégermées, des *Poaceae* et *Zostera*, par ex., que s'accélèrent les rapports vasculaires directs entre le bourgeon axillaire et la racine adventive axiale. Mais il suffit de revenir aux données de l'embryogenèse, pour vérifier que l'initiation du bourgeon est bien toujours latérale (JACQUES-FÉLIX, 1982 : 20).

En ce qui concerne la diversité numérique des faisceaux, les auteurs ont fait remarquer qu'elle est davantage en rapport avec le type biomorphologique de la plante qu'avec sa position systématique. Cependant, les nombres élevés sont plus fréquents chez certains groupes, comme les Palmiers, Scitaminées, etc., dont le protocorme joue encore un rôle notable au cours de la germination. Quant aux nombres peu élevés, ils correspondent logiquement avec l'organogenèse primaire de la plantule et le rôle souvent provisoire du protocorme. Lorsque le secteur infranodal persiste quelque temps, il peut s'enrichir de faisceaux foliaires, mais ceci ne nous concerne plus.

*Rapports vasculaires protocorme/préfeuille.* — Ce n'est que lorsque la préfeuille est foliaire et connue sous les noms de « ligule » ou de « coléoptile », que sa vascularisation a retenu l'attention dans les disputes sur sa structure double ou non (p. 317). Cependant, le travail de GRAVIS (1943), et nos propres observations, permettent de définir quelques types de rapport, que nous avons figurés et légendés. La vascularisation des préfeuilles adcaulinaires, lorsqu'elle existe, est réalisée par extension latérale des faisceaux du protocorme; chez les espèces à tendance rémotive, dont la divergence préfoliaire est tardive, la vascularisation est assurée par entraînement et retroussement distal des faisceaux; dans ces conditions la vascularisation peut être partielle ou inconstante comme chez *Asparagus*, par ex. (Fig. 13); enfin, ce n'est que chez les espèces strictement admotives, ou à divergence préfoliaire séminale, que la vascularisation est propre à la préfeuille. (C'est par erreur que GRAVIS, 1943, a figuré un trajet vasculaire bouclé chez la préfeuille de *Triticum*).

C'est ce même processus d'entraînement vasculaire par croissance intercalaire que l'on peut observer dans les hypoprophylles, surtout chez les *Poaceae*, où il peut être spectaculaire. La juste compréhension de cette structure réduit à néant toutes les spéculations sur le « mésocotyle ».

En conclusion, la vascularisation de la plantule confirme : 1) le caractère axial du protocorme; 2) la dépendance histologique de la préfeuille au protocorme.

## B. PRÉFEUILLE DES AXES FEUILLÉS

Les observations sommaires sur l'ontogenèse de la préfeuille ont surtout été motivées par les querelles relatives à l'origine simple ou double de ce membre foliaire. Ses états définitifs dépendent : de ses rapports histologiques avec l'axe porteur; de ce qu'elle s'accroît ou non avec le bourgeon; de sa position sur la tige (gradation); de la nature, soit végétative, inflorescentielle ou florale du bourgeon, etc. Il en résulte une diversité considérable qui en fait



un sujet mal délimité, peu utile aux besoins de la spéciation, n'ayant guère suscité de travaux d'ensemble, à l'exception de celui de RÜTER (1918)<sup>21</sup>. Les études particulières concernent surtout les *Poaceae*, les *Cyperaceae* (HAINES, 1968), etc. Plusieurs ont été citées par BLASER (1944), TOMLINSON (1970), etc.

#### HISTOGENÈSE DU BOURGEON AXILLAIRE ET DE LA PRÉFEUILLE

Dire que le rameau axillaire procède de l'axe porteur serait un truisme ; prétendre que la préfeuille a également cette même origine, semble plus discutable. Et pourtant, c'est bien cette particularité qui lui vaut ses différents caractères.

D'une manière générale, lorsqu'une aisselle est gemmifère, l'initium du nouveau corpus se situe sous les assises tunicales, tandis que celles-ci assurent leur continuité sur le bourgeon par simple prolifération. Comme la préfeuille est immédiatement initiée sur ces mêmes assises, elle est ainsi effectivement constituée des tissus de l'axe porteur. Il s'agit donc d'une histogenèse parfaitement banale, ainsi que cela apparaît à nos figures (Fig. 8). En ce qui concerne la formation de la préfeuille, le processus est identique à celui observé chez les plantules, avec cette même conséquence d'en situer le plan de symétrie au pôle distal du primordium. Toutefois, les contraintes séminales et germinales n'existant pas, les modalités des premières étapes du développement résultent surtout des décalages de croissance entre l'axe et le bourgeon. Lorsque la croissance du bourgeon est rapide, la préfeuille poursuit son développement circulaire sur ce nouvel axe ; lorsque le bourgeon est plus tardif, la préfeuille recouvre directement le primordium encore punctiforme et s'accroît avec lui ; enfin, quand le retard du bourgeon est encore plus accusé, ce sont les propres assises tunicales qui, sans avoir à diverger, constituent une préfeuille fermée sur l'initium sous-jacent, réalisant ainsi une endogénie relative.

#### DÉVELOPPEMENT ET MORPHOLOGIE : DE LA PRÉFEUILLE FOLIAIRE À LA PRÉFEUILLE ADCAULINAIRE.

Ce sont les rapports histologiques entre la préfeuille et l'axe porteur qui nous permettent le mieux d'établir une typologie comparable à celle des formes germinatives.

##### *Préfeuilles divergentes sur hypoprophylle ; bourgeons dressés.*

Dans ce type, fréquent chez les *Poaceae*, dont *Agropyron repens*, par ex. (Fig. 8, 1), la préfeuille diverge à mesure que s'accroît l'axe du bourgeon, de sorte qu'elle apparaît comme étant bien un membre foliaire. L'émergence se manifeste d'abord au pôle distal du primordium ; puis, une croissance plus rapide du soubassement proximal redresse le bourgeon et le dégage de l'axe porteur. Lorsque la croissance concerne tout l'axe du bourgeon, l'hypoprophylle ainsi formé éloigne la préfeuille de son niveau d'exsertion dans des proportions très variables (Fig. 10, 1b ; p. 309). Ces préfeuilles sont souvent foliacées (non limbifères), y compris chez les bourgeons latents. Elles sont ouvertes, avec marges imbriquées

21. En réalité, nos quelques remarques laissent entrevoir l'intérêt qu'aurait une étude plus approfondie sur l'ontogenèse de la préfeuille chez les *Liliopsida*.



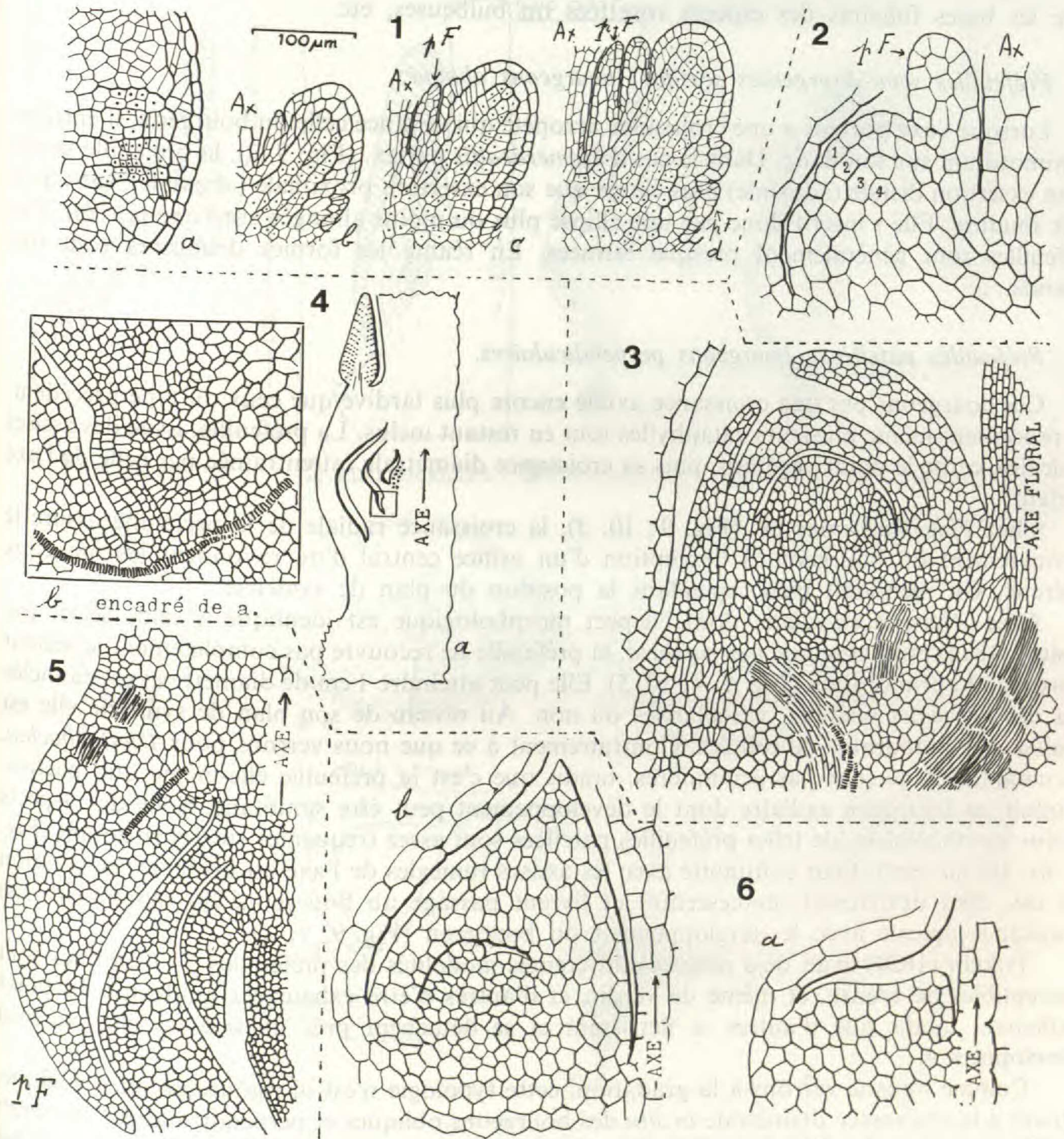


Fig. 8. — Histogenèse de la préfeuille des axes feuillés : 1, *Agropyron repens* ; a, initiation subépidermique du bourgeon axillaire (coupe transversale) ; b, c, d, développement de la préfeuille sur l'axe du bourgeon (SHARMAN, 1945) ; 2, *Tradescantia virginica*, présence adaxiale d'une préfeuille ultérieurement engainante  $\times 133$  (GRAVIS, 1898) ; 3, *Polygonatum multiflorum*, préfeuille engainante avec présence adaxiale  $\times 80$  ; 4, *Dieffenbachia* sp. ; a, jeune bourgeon primaire (schéma  $\times 14$ ) à initiation profonde ; b, initiation d'un bourgeon secondaire de a  $\times 80$  ; 5, *Alocasia* sp., préfeuille basitone avec important rapport avec l'axe  $\times 60$  ; 6, *Chlorophytum comosum* ; a, initiation de la préfeuille ; puis b, initiation interne du bourgeon avec son propre phyllogène  $\times 80$ .



(Fig. 10, 6, 8b, etc.), ou fermées avec orifice apical (Fig. 10, 7). Elles sont souvent bicarénées par compression entre la feuille axillante et l'entrenœud de l'axe (Fig. 10, 1b, 6, 7, etc.), ou entre les bases foliaires des espèces rosettées ou bulbeuses, etc.

*Préfeuilles semi-divergentes sessiles ; bourgeons obliques.*

Lorsque l'axe porteur a une croissance acropète qui devance celle du bourgeon, il entraîne le primordium sur son flanc. Dans le cas d'*Hemerocallis* par ex. (Fig. 9, 2), la préfeuille sessile a son exsertion distale (adaxiale) plus élevée que son exsertion proximale (abaxiale), sans qu'il y ait soudure. Elle s'inscrit donc par une ellipse plus ou moins allongée sur l'axe porteur. Ces préfeuilles sont généralement presque fermées. En réalité les formes définitives sont très diverses.

*Préfeuilles patellées ; bourgeons perpendiculaires.*

Ces bourgeons ont une croissance axiale encore plus tardive que ceux du type précédent. Ils produisent même plusieurs cataphylles tout en restant inclus. La préfeuille, issue des assises tunicales, cerne le point végétatif, puis sa croissance diamétrale est entraînée par celle de l'axe porteur.

Chez *Flagellaria*, par ex. (Fig. 9 ; 10, 3), la croissance radiale de la préfeuille assure le recouvrement du bourgeon, à l'exception d'un orifice central d'où rayonnent les faisceaux scléreux. On reconnaît bien cependant la position du plan de symétrie.

Chez *Alocasia cucullata*, dont l'aspect morphologique est identique à celui décrit par IRMISH (1874) pour *Alocasia macrorrhiza*, la préfeuille ne recouvre pas complètement le secteur proximal du primordium (Fig. 9, 4 ; 10, 5). Elle peut atteindre 1 cm de diamètre et est cannelée par des faisceaux scléreux, vascularisés ou non. Au niveau de son plan de symétrie elle est épaisse d'une douzaine de cellules. Contrairement à ce que nous verrons pour *Dieffenbachia*, les cataphylles ne sont pas gemmifères, tandis que c'est la préfeuille elle-même qui, parfois, produit un bourgeon axillaire dont le développement peut être simultanément. Sous des aspects moins spectaculaires, de telles préfeuilles patellées sont assez fréquentes sur les rhizomes (Fig. 9, 3a ; 10, 8a, etc.). Leur continuité avec les assises tunicales de l'axe est évidente ; puis, selon les cas, elles deviennent marcescentes et livrent passage au bourgeon, ou reprennent une croissance apicale avec le développement du bourgeon (Fig. 9, 1, 2).

TURPIN (1820) avait déjà noté ces différentes modalités des préfeuilles : « Certaines sont susceptibles de croître, et même de verdir, et d'autres d'être exhaussées au-dessus du point axillaire... tandis que d'autres se flétrissent et se détachent près du lieu où elles se sont développées ».

Comme nous le verrons à la gradation, cette typologie n'est ni rigoureuse, ni spécifique. Quant à la croissance diamétrale *in situ* des bourgeons obliques et perpendiculaires, elle serait parfaitement banale s'il n'y avait aussi entraînement des préfeuilles sessiles, ce qui nous fait accepter la notion de préfeuilles adcaulinaires chez les plantules.

Ainsi, selon notre sériation, nous constatons que la préfeuille peut se confondre de plus en plus avec les assises tunicales de l'axe porteur, les cas extrêmes pouvant être assimilés à une **endogénie du bourgeon**.



Les préfeuilles sont hachurées

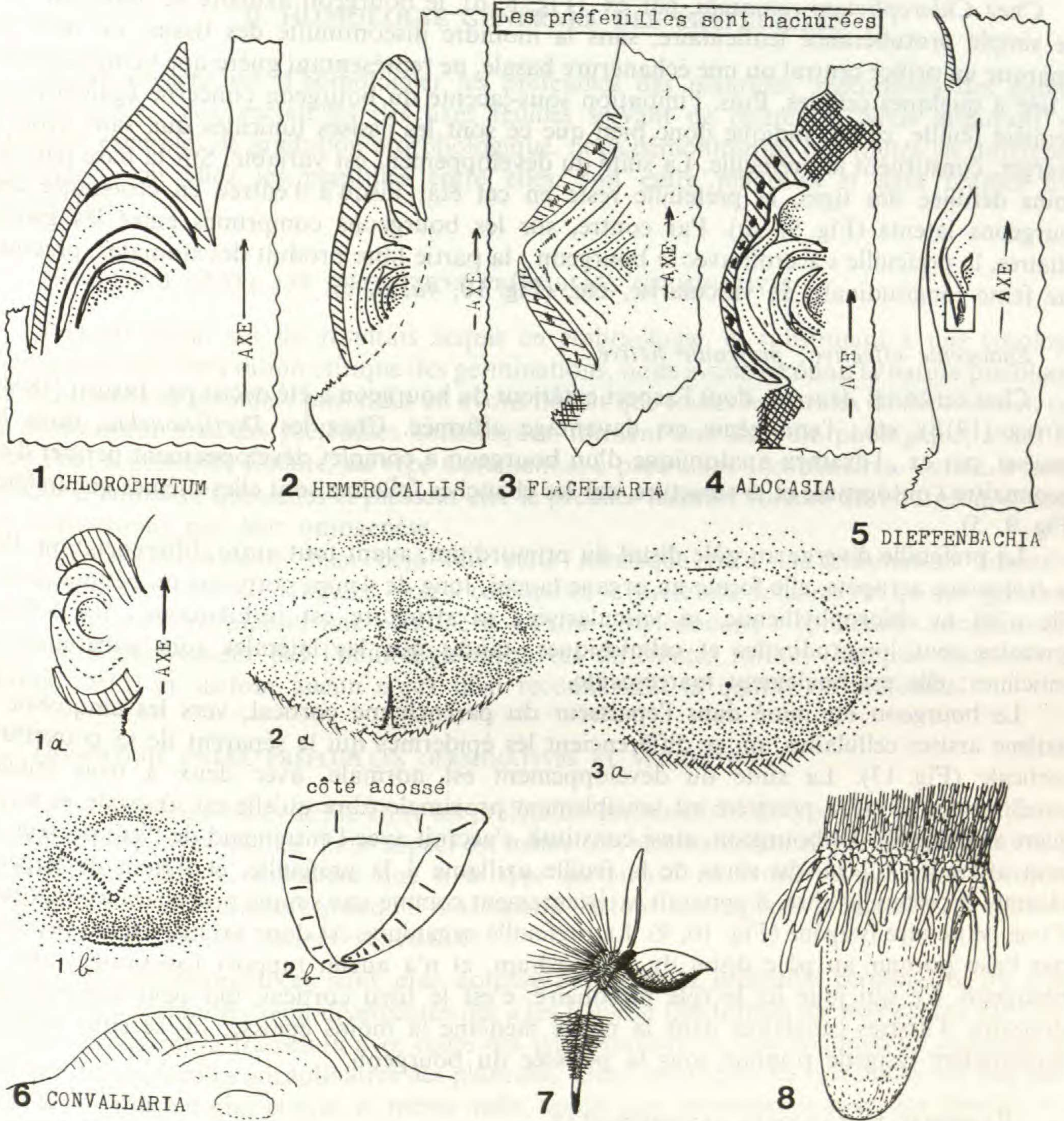


Fig. 9. — De 1 à 6, rapports histologiques préfeuille/axe feuillé : *Chlorophytum*, 1b, état initial  $\times 12$ ; 1a, développée sur un bourgeon de la base  $\times 24$ ; 1, sur un bourgeon non dormant  $\times 35$ ; *Hemerocallis*, 2a, état initial  $\times 8$ ; 2, développée avec subule  $\times 36$ ; 2b, coupe transversale dans la partie libre, montrant qu'une seule carène est médiane  $\times 12$ ; *Flagellaria* (bourgeon de rhizome), 3a, état initial  $\times 4$ ; 3, coupe longitudinale  $\times 4$ ; *Alocasia*, basipète, avec primordium d'un bourgeon axillaire  $\times 12$ ; *Dieffenbachia*, bourgeon axillaire avec préfeuille distale, et bourgeon secondaire (encadré)  $\times 3$ ; *Convallaria*, coupe transversale d'un jeune bourgeon axillaire  $\times 30$ . — Bases radiculaires : 7, *Phalaris canariensis*  $\times 4$  (JACQUES-FÉLIX, 1957); 8, *Triglochin*  $\times 32$ .



*Endogénie relative ; préfeuille effective.*

Chez *Chlorophytum comosum*, par ex. (Fig. 8, 6), le bourgeon axillaire se manifeste par une simple protubérance lenticulaire, sans la moindre discontinuité des tissus, ou bien on remarque un orifice central ou une échancrure basale, ne représentant guère que l'emplacement de une à quelques cellules. Puis, l'initiation sous-jacente du bourgeon concerne également la première feuille, ce qui indique donc bien que ce sont les assises tunicales qui, sans avoir à diverger, constituent la préfeuille. La suite du développement est variable. Sur la base plus ou moins défoliée des tiges, la préfeuille reste en cet état jusqu'à l'entrée en croissance des bourgeons latents (Fig. 9, 1a). Par contre, sur les bourgeons comprimés entre les gaines foliaires, la préfeuille s'accroît avec le bourgeon : la partie libre produit des stomates, présente une fente longitudinale, se vascularise, etc. (Fig. 10, 4a, b, c).

*Endogénie effective ; préfeuille fictive.*

Chez certaines *Araceae*, dont l'aspect extérieur du bourgeon a été décrit par IRMISH (1874), RÜTER (1918), etc., l'endogénie est davantage affirmée. Chez les *Dieffenbachia*, dont *D. amoena*, par ex., l'examen anatomique d'un bourgeon à complet développement permet d'en reconnaître l'ontogénèse et la structure, car les ébauches foliaires sont elles-mêmes gemmifères (Fig. 9, 5).

La préfeuille diverge au pôle distal du primordium, avant tout autre différenciation. Par sa croissance acropète, elle forme un organe lancéolé, long de 4 mm, porté sur un pétiole étroit ; elle n'est ni chlorophyllienne, ni vascularisée ; sa structure est isobilatérale : les cellules centrales sont longitudinales et cellulósiques, tandis que les latérales sont subéreuses et anticlines ; elle est finalement marcescente.

Le bourgeon est initié dans l'épaisseur du parenchyme cortical, vers les cinquième à sixième assises cellulaires, où se différencient les épidermes qui le séparent de sa couverture corticale (Fig. 13). La suite du développement est normale, avec deux à trois feuilles patelliformes, dont la première est sensiblement proximale (dire qu'elle est abaxiale ne serait guère significatif). Le bourgeon, ainsi constitué, s'accroît avec l'entrenœud de l'axe porteur, et peut atteindre 1,7 cm, du sinus de la feuille axillante à la préfeuille, et 0,6 cm de largeur. Hormis la préfeuille libre, il apparaît extérieurement comme une simple protubérance marquée d'une petite aire lysigène (Fig. 10, 9). La préfeuille organique est donc exclusivement produite par l'axe porteur au pôle distal du primordium, et n'a aucun rapport fonctionnel avec le bourgeon. Ce qui joue ici le rôle préfoliaire, c'est le tissu cortical, qui peut compter une douzaine d'assises cellulaires dans la partie médiane la moins épaisse, où se situe aussi la boutonnière lysigène rompue sous la poussée du bourgeon.

RAPPORTS VASCULAIRES AXE/PRÉFEUILLE.

La préfeuille des axes feuillés se développant sur des nœuds déjà complexes, les rapports vasculaires avec l'axe évoluent généralement avec la croissance, au gré des besoins, et échappent à toute typification. Plus rarement la vascularisation de la préfeuille elle-même présente une certaine régularité, comme chez *Hemerocallis*, par ex. (Fig. 9, 2a, b), et autres. Hormis que ces faits de structure infirment l'idée d'une origine synfoliaire, leur étude approfondie n'ajouterait rien de plus à notre sujet.



## II. HOMOLOGIE GÉNÉRALE DES PRÉFEUILLES

Notre objectif est d'homologuer les préfeuilles des plantules, méconnues des auteurs cotylédonaire, aux préfeuilles des axes feuillés servant de référence. Nous appuyant sur quelques exemples de gradation morphologique, nous démontrerons que toutes les différences observées, soit chez les plantules entre elles, soit entre plantules et axes feuillés sont acceptables.

### HOMOLOGIE ENTRE LES DIFFÉRENTES PRÉFEUILLES GERMINATIVES.

Prenant appui sur les résultats acquis en embryologie, et substituant à une typologie descriptive une observation critique des germinations, nous avons reconnu la nature préfoliaire du recouvrement gemmal; puis nous en avons déduit que toutes les formes de déploiement qui en proviennent sont des préfeuilles homologues, formant une série morphologique, allant du type *Poa*, à préfeuille foliaire, au type *Commelina*, à préfeuilles adcaulinaires. Certes, il serait difficile d'admettre que celles-ci puissent être le premier membre foliaire du bourgeon, si nous ne connaissions pas leur ontogenèse.

Les auteurs avaient bien déjà fait cette remarque qu'à la germination admotive correspond une plantule « ligulée » ou « coléoptilée » (préfeuille foliaire); et qu'aux germinations rémotives correspond une plantule à « gaine cotylédonaire » (préfeuille adcaulinaire), mais ils n'établissaient pas l'homologie entre ces différentes formes (exceptés SARGANT & ARBER, 1915) et surtout aucun d'eux n'en reconnaissait la qualité de préfeuille.

### HOMOLOGIE ENTRE PRÉFEUILLES GERMINATIVES ET VÉGÉTATIVES.

1. L'homologie est évidente entre les préfeuilles germinatives de type *Poa* et les préfeuilles divergentes des axes feuillés. Leur aspect est même très semblable, ainsi que nous le verrons à la gradation. Notons seulement que si le type germinatif ne s'observe que chez quelques groupes (*Poaceae* et autres), puisqu'il correspond surtout aux espèces prégermées, il est bien plus répandu sous ses formes végétatives.

2. Les correspondances sont plus nombreuses entre la préfeuille germinative du type *Canna* et les préfeuilles semi-divergentes des axes feuillés. Les formes les plus étirées sur l'axe porteur établissent la transition avec celles des types suivants et font comprendre comment se réalisent les préfeuilles adcaulinaires des plantules. Dans cette série, les préfeuilles ont une face adaxiale de plus en plus courte, et même nulle, tandis que, inversement, leur face abaxiale est de plus en plus longue; c'est-à-dire qu'elles sont de plus en plus dissymétriques, en vue de profil, au gré de leur annexion par le protocorme ou l'axe végétatif (Fig. 1, A4; 9, 2) par ex.

3. Ce sont effectivement les préfeuilles des plantules de type *Commelina* et *Alisma*, adaptées à des stratégies germinatives particulières, qui sont les plus difficiles à comparer d'une manière générale, puisque, sur une même plante, elles passent brusquement aux formes végétatives. Nous pouvons cependant les rapprocher des préfeuilles patellées reconnues chez *Flagellaria*, *Alocasia*, etc., avec cette réserve que, chez ces plantes, c'est également le



primordium qui est étiré, ce qui vaut au bourgeon d'être oblique ou perpendiculaire relativement à l'axe porteur.

4. Quant au bourgeon axillaire endogène du *Dieffenbachia*, nous ne connaissons aucune forme germinative qui puisse lui être rapportée, ce qui n'est pas un problème pour notre objectif.

#### GRADATION.

Pour nous, qui voulons démontrer que non seulement la préfeuille de la plantule est la première du sporophyte, mais aussi qu'elle s'intègre dans la série morphologique générale, la notion de gradient est primordiale. On peut distinguer immédiatement plusieurs paliers de gradation : celui des organes souterrains, rhizomes et tubercules des géophytes, si nombreuses chez les *Liliopsida* ; celui des axes végétatifs aériens ; celui des axes reproducteurs. La gradation des préfeuilles d'une même catégorie peut également exister en corrélation, avec celle des gaines foliaires, par ex. Ainsi, chez *Tradescantia*, et dans bien d'autres cas, les préfeuilles sommitales sont bien développées et comparables aux feuilles axillantes.

1. *Zea mays* L. (Fig. 10, 1)<sup>22</sup>. — Contrairement à la plupart des *Poaceae*, le Maïs, annuel, unicaule et monoïque, présente plusieurs aisselles vides à la suite de la plantule. La première préfeuille est celle du rameau inflorescentiel pistillé dont elle atteint la même taille, soit une vingtaine de centimètres. Elle est manifestement bicarénée, bien qu'avec une trentaine de faisceaux vasculaires. Malgré son extrême spécialisation, l'infrutescence du Maïs conserve un agencement classique en épillets et anthécies<sup>23</sup>, c'est-à-dire que chaque fleur est précédée d'une bractée axillante, la lemma, et d'une préfeuille dorsale, la paléa, qui, à maturité, reste adhérente au grain sous forme d'une membrane énervée et lobée par écrasement. Sur la panicule staminée terminale, la préfeuille manque aux articulations, puis elle reparaît dans l'anthécie des fleurs ♂ sous forme d'une paléa bicarénée et binervée.

Le cas du Maïs conduit à admettre qu'une grande diversité fonctionnelle peut exister chez les préfeuilles étagées sur la plante. Il n'y a donc aucune difficulté à intégrer la préfeuille de la plantule dans cette série.

2. *Asparagus officinalis* L. (Fig. 10, 2). — Les ramifications de l'Asperge interviennent à deux niveaux : à celui du rhizome, où leur répétition fournit les rameaux aériens consommables à l'état de turions ; à celui de l'étage inflorescentiel, où elles se manifestent progressivement après un palier intermédiaire dont les bractées axillantes sont vides, ou ne portent qu'un bourgeon rudimentaire, ou dormant.

a) Jeunes plantes. — Nous avons vu à la germination (p. 289) comment s'amorçait la formation du rhizome. C'est ce même processus qui se poursuit et peut produire aussitôt plusieurs branches, grêles, peu élevées, souvent simples sauf écimage. Ces ramifications basales étant unilatérales et au même niveau, chacune se trouve enclose par les bractées précédentes, et les compressions ne tardent pas à s'exercer. Cependant, sur ces jeunes plantes, il est encore

22. Au sujet des préfeuilles du Maïs, TOMLINSON (1970) cite un travail que nous n'avons pu consulter : GALINAT, 1959, Leaf. Bot. Mus. Harvard Univers. 19 : 1-31.

23. Anthécie : partie de l'épillet constituée de la lemma, de la paléa et de la fleur proprement dite (JACQUES-FÉLIX, 1972, *Adansonia*, sér. 2, 12 : 245-252.



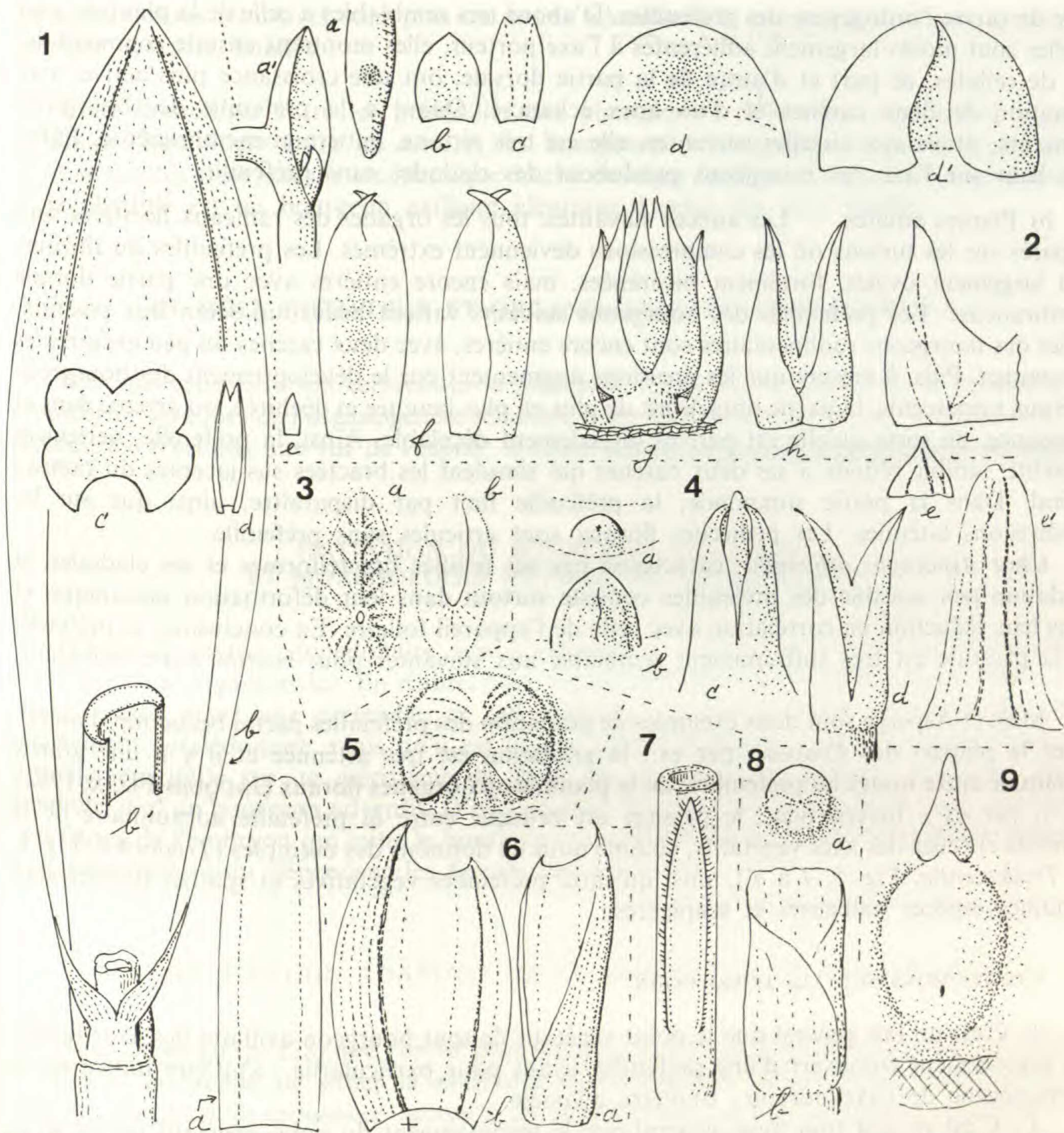


Fig. 10. — Préfeuilles : 1, *Maïs*, a, de la plantule, étalée  $\times 2$ ; b, de l'inflorescence pistillée  $\times 2/3$ ; c, de la fleur  $\times 2$ ; d, de la fleur  $\times 2$ ; b', tige canaliculée au niveau de l'inflorescence  $\times 2/3$ ; 2, *Asparagus officinalis*; a, au début de la germination  $\times 6$  (toutes autres  $\times 4$ ); a', de la plantule; b, c, d, d', successivement de rhizome jeune et plus âgé; de e à i, des tiges aériennes; e, d'une jeune plante; f, d'une plante plus âgée, dos et face; g, d'un bourgeon vu de face; h, isolée du bourgeon; i, demi-préfeuille étalée; 3, *Flagellaria guineensis*; a, d'un bourgeon de l'axe feuillé  $\times 4$ ; b, première feuille de ce bourgeon vue en plan  $\times 4$ ; 4, *Chlorophytum comosum*; a, une croissance apicale commence à libérer la préfeuille de l'axe, à un stade plus jeune, elle apparaît comme une protubérance lenticulaire, sans orifice; b, stade suivant  $\times 4$ ; c, d, e, e', stades plus avancés, remarquer la prédominance du faisceau vasculaire organiquement médian  $\times 2$ ; 5, *Alocasia sp.*, d'un bourgeon de l'axe feuillé, recouvrant imparfaitement la première feuille  $\times 2$ ; 6, *Bambusa sp.*; a, de face; b, étalée, neuf nervures, dont la médiane (+) est rejetée dans une carène latérale; 7, *Pseudosasa japonica*  $\times 2$ ; 8, *Carex riparia*; a, de bourgeon dormant sur rhizome  $\times 4$ ; b, de rejet  $\times 4$ ; 9, *Dieffenbachia amoena*, libre au-dessus du bourgeon endogène  $\times 2$ .



facile de suivre l'ontogenèse des préfeuilles. D'abord très semblables à celle de la plantule, sauf qu'elles sont moins largement adhérentes à l'axe porteur, elles montrent ensuite comment des files de cellules, de part et d'autre de la partie dorsale, ont une croissance plus active, avec formation de deux carènes et d'un apex échancré. Quant à la préfeuille des bourgeons dormants, situés aux aisselles suivantes, elle est très réduite, entière et membraneuse. Enfin, plus haut sur l'axe, les bourgeons produisent des cladodes sans préfeuille.

b) Plantes adultes. — Les années suivantes, tous les organes des rameaux florifères sont préparés sur les turions où les compressions deviennent extrêmes. Les préfeuilles du rhizome sont largement ovales, fortement bicarénées, mais encore entières avec une partie dorsale membraneuse. Les préfeuilles des bourgeons suivants varient beaucoup selon leur position. Celles des bourgeons rudimentaires sont encore entières, avec deux carènes un peu excurrentes au sommet. Puis, à mesure que les pressions augmentent par le développement des bourgeons latéraux turgescents, la partie dorsale est de plus en plus laminée et déchirée, ou arrêtée dans sa croissance, de sorte qu'elle est parfois difficilement décelable. Ainsi, la préfeuille, nettement bipartite, semble réduite à ses deux carènes qui simulent les bractées sus-jacentes du rameau latéral. Dans la partie sommitale, la préfeuille finit par disparaître, ainsi que sur les subdivisions latérales. Les pédicelles floraux sont articulés sans préfeuille.

Chez *Asparagus officinalis*, caractérisé par ses feuilles bractéiformes et ses cladodes, la gradation peu sensible des préfeuilles consiste surtout dans leur déformation mécanique, et dans leur réduction en corrélation avec celle de l'appareil foliaire. En conclusion, la préfeuille de la plantule est très suffisamment semblable aux suivantes pour écarter toute ambiguïté.

Maïs et Asperge sont deux exemples de gradation des préfeuilles parmi beaucoup d'autres. Chez la plupart des *Poaceae*, par ex., la gradation est très atténuée et il y a une grande similitude entre toutes les préfeuilles, de la plantule aux organes floraux (JACQUES-FÉLIX, 1962 : fig. 1, par ex.). Inversement, le passage est brusque entre la préfeuille adcaulinaire de la plantule et celles des axes végétatifs, comme nous en donnons des exemples (*Triglochin*, Fig. 6, 4; *Tradescantia*, Fig. 5, 4 à 4'), ainsi qu'entre préfeuilles végétatives et spathes florales chez certaines espèces bulbeuses et scapigères.

#### CONCLUSIONS SUR LES HOMOLOGIES.

1. C'est un fait général que le point végétatif de tout bourgeon axillaire des axes feuillés est précocement recouvert d'une préfeuille, ayant pour particularité : a) d'être initiée sur le dermatogène de l'axe porteur ; b) d'être adaxiale.

1'. C'est un fait tout aussi général que le recouvrement du point végétatif latéral de la plantule, résulte de la prolifération des assises externes de l'embryon et est adaxial. Cette identité d'origine et de position indique que ce recouvrement est une préfeuille, homologue de celles des axes feuillés.

2. Sur les axes feuillés de la plupart des espèces, la préfeuille se confirme comme membre foliaire par son développement avec le bourgeon ; plus rarement, elle reste sessile et dépendante de l'axe, laissant seulement passage au bourgeon sans se développer.

2'. Chez les plantules, les préfeuilles présentent ces mêmes formes de développement : celles des germinations admotives sont foliaires et semblables à celles des axes feuillés ; celles



des germinations rémotives sont plus ou moins adcaulinaires et comparables aux préfeuilles patellées des axes feuillés.

Cette homologie entre les préfeuilles des plantules et celles des axes feuillés a pour corollaire l'homologie entre les axes et les bourgeons; c'est-à-dire : 1) que le corps de la plantule (protocorme) est un axe identique à celui des tiges feuillées; 2) que le bourgeon latéral de la plantule est un bourgeon axillaire identique à celui des axes feuillés.

### III. RÔLE INITIATEUR ET ORGANISATEUR DU PROTOCORME<sup>24</sup>

Bien que cette note soit centrée sur la préfeuille, il convient d'insister sur la préséance du protocorme au cours de l'organogenèse séminale et du déploiement germinal de la plantule. Le protocorme n'est pas une vue de l'esprit : il existe dès les premières segmentations du zygote.

#### INITIATION DU BOURGEON AXILLAIRE ET MORPHOLOGIE INITIALE DE LA PLANTULE

D'après le mythe cotylédonaire, une « gemmule », latérale et tardivement différenciée, serait apicale et organisatrice. En réalité, nous venons d'établir que le recouvrement gemmal se révèle comme étant une préfeuille, ce qui implique : 1) que le corps de l'embryon n'est aucunement cotylédonaire, mais qu'il est un axe hétéro-bipolaire; 2) que le point végétatif, normalement initié sur un méristème de flanc, est un bourgeon axillaire, non celui d'une gemmule, ni d'un bourgeon adventif. D'où l'on peut conclure que, au cours de la vie séminale, c'est l'apex de l'embryon qui initie le bourgeon à un niveau déterminé, et dirige l'allongement du protocorme, dont dépendent les formes des plantules.

#### MISE EN POSITION ADAXIALE DE LA PRÉFEUILLE ET PHYLLOTAXIE

Nous avons vu (p. 278) que l'on ne peut imputer ni à une feuille axillante, ni à une feuille sus-jacente, la faculté de situer la préfeuille de la plantule. En revanche, nous pouvons admettre que c'est la croissance acropète du protocorme, au niveau axillaire, qui place le premier membre foliaire du bourgeon au pôle distal du primordium et, inversement, repousse la deuxième feuille en position abaxiale ou transverse. En d'autres termes ce serait tout simplement la propre hormone de croissance du protocorme qui déciderait du point de départ de la phyllotaxie du rameau<sup>25</sup>.

24. Les remarques de ce chapitre, relatives aux rapports axe/préfeuille, sont également valables pour les axes feuillés.

25. En effet, même chez les axes feuillés, lorsque la préfeuille est obsolète, la première feuille est également rejetée en position abaxiale, ou transverse. Ce serait donc l'axe qui jouerait un rôle antagoniste, et non la feuille axillante.



## MORPHOGENÈSE DES GERMINATIONS

Nous avons reconnu que l'allongement du protocorme provoque l'annexion d'une préfeuille adcaulinaire chez les germinations rémotives, et que son non-allongement permet la divergence d'une préfeuille foliaire chez les admotives.

### GERMINATIONS RÉMOTIVES : PRÉPONDÉRANCE DU PROTOCOLME.

#### *Rapports de croissance protocorme/préfeuille dans le cas des axillas tubulaires.*

Sous quelle impulsion se déclenche l'allongement du protocorme, là où ses tissus sont communs avec ceux de l'ébauche préfoliaire? Cette croissance, qui intercepte et entraîne la préfeuille, ne perturbe pas le point végétatif du bourgeon, qui peut être passivement écarté de plusieurs dizaines de centimètres (palmiers endogés, par ex.) de son orifice préfoliaire, sans que sa forme, ni son développement en soient affectés. C'est donc manifestement le protocorme qui, par élongation et prolifération cellulaires, impulse l'allongement diversifié de ses différents secteurs et annexe la préfeuille, sans la moindre intervention du bourgeon. Nous avons déjà vu (p. 301) que cette entité caulinaire se manifeste par les trajets procambiaux, ce que les micrographes cotylédonaires sont bien obligés d'admettre d'après leurs examens anatomiques et cytochimiques. Toutefois, on peut concevoir que le bourgeon contribue à l'allongement et à la vascularisation éventuels du secteur infranodal.

Ajoutons encore que le protocorme intervient aussi dans la morphogenèse par son secteur supra-axillaire, comme chez les espèces du type *Commelina* (Fig. 5), chez le palmier *Lodoicea maldivica* où il peut atteindre plus d'1 m, etc.<sup>26</sup>.

#### *Protocorme et géotropisme.*

Chez les germinations rémotives, c'est le protocorme lui-même qui réagit au géotropisme, soit positivement chez les endogées (*Borassus*, par ex.), soit négativement chez les épigées (*Alisma*, par ex.), soit encore dans les deux sens, selon les secteurs, avec croissance bipolaire (*Commelina*, par ex.).

En résumé, c'est le protocorme qui, de l'initiation à l'auto-organogenèse du bourgeon, est l'élément moteur du développement de la plantule, ce qui, une fois de plus, infirme le concept de la « gemmule » organisatrice. Il intervient sur les points suivants :

initiation du bourgeon — mise en position adaxiale de la préfeuille — allongements extractifs des germinations — réalisation de structures mixtes protocorme/préfeuille (axilla tubulaire) — comportement géopète ou géofuge de la plantule.

### GERMINATIONS ADMOTIVES : INTERVENTION DE LA PRÉFEUILLE.

Chez celle-ci, le protocorme ne s'oppose pas à la divergence foliaire du premier membre du bourgeon. De plus, il y a parfois formation d'un hypoprophyllé, qui écarte plus ou moins le

26. Ces remarques ne sont qu'indicatives, puisque, chez certains palmiers, par ex., c'est bien le bourgeon qui se comporte immédiatement comme un rhizome capable de faire un crochet en profondeur (p. 294).



nœud préfoliaire du protocorme. Dans ces conditions, c'est bien l'action hormonale de la préfeuille qui induit cet allongement intercalaire, comme cela se vérifie par le test *Avena* chez les *Poaceae*<sup>27</sup>. Ceci est dû à ce qu'un méristème persiste à la partie distale de l'hypoprophylle, et a, parfois, pour effet d'entraîner les faisceaux vasculaires. Cette particularité ne justifie pas de faire une entité organographique de cette croissance intercalaire chez la plantule, et de la qualifier illogiquement de « mésocotyle », car elle est banale sur les axes feuillés et floraux (p. 321).

C'est donc là que se situe l'une des différences biomorphologiques entre les deux types de germination : dans le type rémotif, considéré par BOYD (1932) comme le plus primitif, c'est le protocorme qui assure éventuellement l'émergence du bourgeon hors du substrat, tandis que ce sont l'hypoprophylle et les entrenœuds du bourgeon dans le type admotif.

#### RÉPONSE À DEUX OBJECTIONS.

Bien que la réalité du protocorme soit infiniment plus satisfaisante que le concept cotylédonaire, elle n'est pas aisément agréée. Des Traités récents, destinés à l'enseignement, et des Recueils, prétendant faire le point sur ces questions, persistent lamentablement à peser le pour et le contre d'un « cotylédon » terminal ou latéral.

Parmi les opposants, MESTRE & GUÉDÈS (1983)<sup>28</sup>, après une appréciation positive de ma conception, ont formulé des réserves auxquelles j'avais déjà répondu en 1982. La première porte sur « l'absence de preuve de l'avortement du bourgeon terminal ». L'un de ces auteurs (MESTRE), qui avait une grande expérience de l'embryogenèse, savait mieux que personne qu'il n'y a rien d'autre sur l'embryon que le point végétatif latéral, sans aucune trace vestigiale à l'apex. Mais leur objection ne me concerne pas. Car, non seulement je n'ai jamais eu à invoquer cette hypothèse d'un « surplus » apical, inutile et sans fondement, mais, de plus, je l'ai déjà très vivement dénoncée (1982 : 17). Ceux qui s'attardent à de telles remarques, ne s'aperçoivent donc pas que c'est précisément le cône sommital de l'embryon qui est cet apex initiateur du bourgeon latéral.

La seconde objection, argument favori des partisans du « cotylédon latéral », serait la position apicale du point végétatif chez certaines espèces. Nous avons déjà montré (1982 : 20) que l'embryon est initialement un axe comme les autres, dont on sait que l'écart entre leur apex et l'initium le plus récent peut varier de quelques  $\mu\text{m}$  à plus de  $150\ \mu\text{m}$ ; qu'un initium peut même se situer au niveau de l'apex sans être apical pour autant, etc. Vraiment, est-il si difficile d'appliquer nos connaissances des apex chez les Cormophytes au premier de ceux-ci : celui de l'embryon ?

#### IV. CONCLUSIONS SUR LA PRÉFEUILLE : ELLE APPARTIENT AU BOURGEON, ELLE DÉPEND DE L'AXE PORTEUR

Ainsi, nous portons sur la préfeuille une appréciation nouvelle : celle d'être non seulement initiée sur l'axe porteur, mais encore de lui être souvent rattachée par des rapports de

27. Les études sur ce sujet sont trop nombreuses pour qu'il soit utile d'en citer une seule.

28. Jean-Charles MESTRE (1932-1986), Michel GUÉDÈS (1942-1985), également talentueux dans leur discipline, disparus prématurément.



croissance. Ce sont ces notions qui nous ont permis de l'identifier sous des aspects inhabituels chez la plantule, et de la distinguer formellement des feuilles proprement dites sur les axes feuillés.

Certes, le rapport ramification/préfeuille, sur les axes feuillés, est reconnu depuis les premiers auteurs. Mais il nous restait à prouver que ce même rapport significatif existe sur la plantule. Ceci n'avait jamais été fait avant nous (1957), puisque BAILLON lui-même (1891), tout en ayant fait allusion à la préfeuille, à propos des *Poaceae*, s'était basé sur d'autres arguments pour établir son opinion de l'embryon axial ramifié.

Bien que cette liaison histologique axe/préfeuille se soit toujours imposée aux anatomistes de la plantule, elle n'a jamais été correctement interprétée. Il est significatif, en effet, qu'elle a toujours été une cause d'embarras pour ceux qui, sensibles à l'argument anatomique, se croyaient obligés d'unifier les parties concernées, soit en ramenant la préfeuille au rang d'appendice de leur « cotylédon » (théorie ligulaire), soit, au contraire, en la portant au rang de « deuxième cotylédon », même lorsque ces éléments sont distancés par le fameux « mésocotyle »<sup>29</sup>. A noter également les hésitations pour attribuer la préfeuille comme feuille « gemmulaire » (*Cyperaceae*, p. 287). Ce dernier point de vue est intéressant, car il indique que ces auteurs acceptaient l'idée que ce membre foliaire tire largement son origine des tissus de l'embryon.

Si nous distinguons l'axe porteur de la préfeuille du rameau, nous conservons cependant tout autant d'intérêt à leurs liaisons histologiques. Il n'est pas exagéré de dire que le bourgeon axillaire n'est autonome qu'à compter de sa première feuille, tandis que sa préfeuille reste plus ou moins dépendante de l'axe porteur, malgré l'intercalation éventuelle d'un hypoprophyll.

Toutes nos observations aboutissent donc à cette conclusion qu'il n'est de préfeuille qu'adaxiale. Cette notion devrait mettre fin aux interprétations selon lesquelles la préfeuille pourrait être abaxiale et superposée à la feuille axillante. L'erreur est double : d'une part en attribuant la qualité de préfeuille (absente) à la première feuille ; d'autre part en supposant que celle-ci serait superposée à la feuille axillante, alors qu'elle se situe sur un axe différent. Il s'agit donc d'un faux problème, dont les réfutations, comme celle de BUGNON & JOFFRIN (1962), ne devraient plus être nécessaires.

Nous ne partageons donc pas la conception banalisante des auteurs qui confondent préfeuille et autres feuilles. Hormis ces particularités histologiques qui sont l'indice d'une ramification axillaire, s'en ajoutent quelques autres : spécialisation fréquente au niveau des organes reproducteurs ; participation aux différentes formes germinatives ; rôle hormonal dans la croissance des hypoprophylls ; etc. En résumé, la préfeuille est un élément non négligeable dans l'organographie des *Liliopsida*.

Est-ce à dire que nous la considérons comme un organe distinct ? Certainement non. L'édifice végétal, du zygote à la gamétogenèse est UN. Nous ne fournissons pas d'argument à l'une ou l'autre des théories phytonaires, unités de croissance, etc., ni à ce concept, contraire à l'esprit de recherche, qui, plutôt qu'expliquer, se limite à nommer « coléoptile, coléorhize, mésocotyle », etc.

29. Rappelons, par ex., TIEGHEM (1897) précisant, à propos des *Cyperaceae*, que même lorsque la préfeuille est écartée du protocorme par un hypoprophyll (son « pédicule ») : « ..... ce ne sont cependant que les deux parties d'une seule et même feuille ». Ou bien encore WORSDELL (déjà cité par nous, 1982 : 9) : « ..... puisque le coléoptile a son origine sur le scutellum, ce ne peut être que la ligule de cet organe foliaire ».



Au cours de la ramification il n'y a pas un dermatogène de l'axe porteur et un dermatogène du rameau. La préfeuille se différenciant tôt, et étant généralement engainante, il est normal qu'elle procède des deux axes et soit plus ou moins mixte. C'est une conséquence tout à fait banale à l'échelle de la plante entière.

En conclusion, nous confirmons notre définition préliminaire (p. 280) : *la préfeuille, orientée face à l'axe du bourgeon, est une feuille de ce bourgeon ; située par l'axe porteur dans une position adaxiale, avec adhérence plus ou moins importante, c'est une feuille particulière ; là où elle existe il y a ramification.* En conséquence, la préfeuille, dont nous avons suivi l'ontogenèse à partir de l'embryon, indique que la plantule est un protocorme ramifié, excluant toute idée de cotylédon : c'est ce que nous voulions démontrer.

## V. ANNEXES

### PLANTULE OU EMBRYON ?

Le débutant, qui espérerait découvrir des arguments phylogéniques méconnus chez la plantule, s'apercevrait vite que les caractères typologiques ne concordent guère avec ceux qui décident de la classification<sup>30</sup>. C'est que, déjà, à cette étape postembryonnaire, le seul caractère fondamental que montre encore le sporophyte est celui de la Classe tout entière, c'est-à-dire celui du protocorme sympodial, opposé à celui de l'axe monopodial des *Magnoliopsida*. Son état végétatif, complexe, est tout simplement préparé aux stratégies germinatives, en rapport avec le mode de vie de la plante adulte. En effet, à part quelques exceptions, dont nous avons cité des exemples, nous avons constaté que différents types de plantules peuvent se rencontrer dans une même famille, tandis que, inversement, de mêmes types existent dans des familles différentes. C'était pour cela que BOYD (1932) avait choisi de grouper ses examens d'après cette donnée, et non en fonction de la place systématique des espèces étudiées.

Pourquoi alors qualifier d'embryon un état de développement du sporophyte qui n'a plus rien d'embryonnaire ? C'est que, d'une part, ce sont les germinations que nous nommons plantules en français, sous les influences premières de RICHARD (1811) : « embryon développé par la germination », puis de MIRBEL (1815) : « L'embryon en état de germination prend le nom de plantule », etc. ; et que, d'autre part, ce sont les embryologistes eux-mêmes qui, à la suite d'HOFMEISTER (1861), ont généralisé le terme embryon pour le stade mature du sporophyte séminal, et celui de proembryon pour les stades antérieurs. Cette distinction nous semble superflue, car avant l'embryon, il n'y a rien qui ne soit le zygote lui-même. Cette habitude serait admissible si le fait de nommer embryon un organisme, ou une partie d'organisme déjà complexe, n'était une source de confusion déjà signalée par VALLADE (1966) à propos des Palmiers.

30. Cependant, l'état évolutif de la plantule, jugé d'après sa morphologie, est pris en considération dans la classification cladistique de DAHLGREN & RASMUSSEN (1983).



Les contradictions existent depuis l'introduction par MALPIGHI en 1671 (*in* PLANTEFOL, 1976) du mot *plantule* pour désigner le sporophyte séminal des *Magnoliopsida* : « ..... la plantule, composée de la racine, de l'axe ou de la gemmule et de deux feuilles ». Elles résultent de ce que de nombreux auteurs ont tendance à distinguer dans la plantule des organes qui seraient essentiels et d'autres qui seraient négligeables. Si, pour les uns, *plantule* est utilisé selon l'acception première de MALPIGHI, pour d'autres le terme ne désigne plus que les parties actives, le « blaste » de RICHARD (1811), soit, pour les *Liliopsida*, le bourgeon et la racine endogène. Les expressions employées dans ces dernières conditions, par GATIN (1921), par ex. : « L'embryon contient une plantule », ou encore : « A l'intérieur de l'embryon se trouve une plantule courbe », évoquent l'idée d'objets distincts, non conforme à la réalité de l'ontogenèse. Pour certains auteurs, se limitant à une optique exclusivement fonctionnelle, ce serait même le bourgeon axillaire qui produirait son haustorium, ce qui supposerait un renversement complet de l'organogenèse. Il est vrai que ces derniers concepts, selon lesquels le protocorme ne serait qu'un accessoire haustorial, sont favorisés par son élimination habituelle après la germination.

Notre conception du protocorme ramifié rend parfaitement intelligible la structure du sporophyte séminal des *Liliopsida* : c'est par son développement coenogénétique que l'embryon devient une plantule. Selon PLANTEFOL (1976), il est superflu de préciser qu'elle est séminale : c'est sa nature même<sup>31</sup>.

### REJET DU CONCEPT LIGULAIRE

Toute notre démonstration s'inscrit en faux contre le concept ligulaire, qui est une conséquence directe du mythe cotylédonaire. Ligule, en botanique, est un terme de morphologie, surtout employé à propos de certaines feuilles engainantes, dont il désigne ce qui n'est guère qu'un accident de croissance entre gaine et limbe. On est donc surpris de ce que cette idée, qu'un simple appendice puisse être le premier acte de l'organogenèse, ait été défendue par tant d'auteurs (une trentaine, de MIRBEL, 1810, à GUÉDÈS, 1968, pour les seules *Poaceae*) et aussi longtemps (encore préférée par DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 247). Il leur fallait aussi supposer que cette « ligule » n'était toujours présente que sur leur « feuille cotylédonaire » puisque les feuilles suivantes, hormis chez les *Poaceae* et *Pontederiaceae*, en sont généralement dépourvues (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 75). Cependant, nous reconnaissons que cette opinion était favorisée par les rapports histologiques évidents entre protocorme et préfeuille.

Il y avait donc, d'une part, le concept organographique, probablement établi dès 1810, selon lequel le recouvrement du point végétatif était assuré par un appendice du « cotylédon » ; et, d'autre part, l'usage plus récent de « ligule » pour le désigner. Bien que l'ayant jugé inadéquat, ce terme fut adopté par BOYD (1932), qui en attribua la paternité à GATIN (1905). En réalité, son emploi en embryologie fut innové par SCHLEIDEN (1837) dans la légende d'une figure de plantule de *Secale* : « Pl. III, fig. 15 : ..... b. Ligula desselben (die Erhebung, welche das Federchen umschlieest) ». Puis le mot fut reproduit dans la traduction française de ce même article (SCHLEIDEN, 1839)<sup>32</sup> : « Fig. 11. — a. Limbe de la feuille cotylédonaire. —

31. Le « Robert », éd. 1981, donne une définition exacte de plantule.

32. Non seulement l'article de SCHLEIDEN a été ignoré de BOYD, mais, plus curieusement, ROTH (1955) elle-même se réfère seulement à la traduction française.



b. Ligule de la même feuille (le rebord qui entoure la plumule)... ». Par la suite, dans son *Traité de Botanique*, SCHLEIDEN (1846) admit que sa « ligule » avait valeur de membre foliaire indépendant.

D'une manière générale, les auteurs attribuaient la préfeuille foliaire des *Poaceae* et *Cyperaceae*, soit à leur « cotylédon » comme « ligule » = « coléoptile », soit, plus rarement, comme première feuille à leur « gemmule » : c'était l'un ou l'autre. BOYD (1932) fit une proposition tout à fait surprenante en distinguant « ligule » et « coléoptile ». Elle attribua la préfeuille à la « gemmule », car, disait-elle, la « ligule », qui devrait précéder, a totalement disparu chez les *Cyperaceae*, ou ne persiste qu'à l'état rudimentaire chez les *Poaceae* : épiblaste sur la face, et fusionnée sur le dos avec le scutellum ! Pour sa démonstration, elle homologuait (1932 : 162) la préfeuille d'*Avena* à la première feuille de *Bilbergia*, dont la préfeuille restait qualifiée de « ligule ». Comme la première feuille de *Bilbergia* est abaxiale, BOYD & AVERY (1936) tentèrent ultérieurement de corriger la figure publiée en 1932<sup>33</sup>. Par cette démarche, BOYD escamotait une étape organographique chez les *Poaceae* et *Cyperaceae*, niait l'unité d'origine de la préfeuille, accordait une résistance à l'évolution peu probable chez une simple ligule. L'idée d'en rajouter une, aussi rudimentaire qu'imaginaire, à la plantule des *Poaceae*, n'était guère rationnelle.

#### CONCEPTS ERRONÉS DE LA PRÉFEUILLE SYNCOTYLAIRE ET DE LA SYNCOTYLIE

Selon cette théorie, la préfeuille des *Liliopsida* résulterait évolutivement de la concrescence des préfeuilles géminées connues chez les *Magnoliopsida*. Induite par le mythe cotylédonaire, elle s'appuie, soit sur l'interprétation sommaire de l'histogenèse, comme le fit DUTAILLY (1879), par ex. : « La préfeuille apparaît tout d'abord sous forme de deux bourrelets distincts, latéraux, opposés et successifs..... » ; soit sur le fait que les préfeuilles sont souvent bicarénées et apparemment parinerviées.

Tous nos examens infirment ces interprétations. Il est bien évident qu'une feuille, normalement à côte médiane, ne peut être adossée et comprimée contre l'axe porteur, sans subir des déformations. De plus, comme le fit remarquer ARBER (1925) et autres, bien des préfeuilles ne sont pas bicarénées, ou sont imparinerviées, ce qui pourrait, tout aussi bien, être revendiqué comme preuve de leur structure homogène ! En fait il n'y a pas nécessairement correspondance entre les trajets vasculaires et les carènes. C'est même plus souvent qu'une carène reçoit la nervure principale, avec initiation éventuelle d'un bourgeon axillaire, comme nous en avons figuré quelques exemples (Fig. 10, 6), JACQUES-FÉLIX, 1962 : fig. 11, etc. La préfeuille des *Hemerocallis* (Fig. 9, 2b) est également très significative à cet égard : seule une carène correspond à la côte médiane, l'autre n'étant même pas nerviée. Chez les plantules de *Poaceae*, dont la préfeuille est typiquement binerviée, il y a quelques cas — précisément d'espèces archaïques — de préfeuille pluri- et impari-nerviée (REEDER, 1956). Enfin, les préfeuilles patellées, dont l'unique plan de symétrie est bien évident, sont très démonstratives à cet égard (Fig. 9, 2a; 10, 3, 5, etc.).

33. GUIGNARD (1962 : 596) avait déjà été surpris par cette interprétation.



Cependant, certains auteurs, acharnés à défendre le principe d'une structure hétérogène, maintiennent qu'il s'agirait précisément d'un processus évolutif : il y aurait eu d'abord concrescence de deux préfeuilles équivalentes, puis l'une d'elle aurait régressé dans la préfeuille dissymétrique, pour disparaître finalement dans la préfeuille à symétrie médiane. C'est ce que RÜTER (1918), VEH (1930), TROLL (1962), BUGNON & BONNARD (1966), etc., ont voulu démontrer.

Ces derniers se sont basés sur quelques exemples, dont deux choisis chez les *Asparagus*, qui présenteraient providentiellement deux étapes de cette évolution. *A. officinalis*, plus primitif, aurait ses deux préfeuilles encore nettement distinctes, tandis qu'*A. sprengeri*, plus évolué, aurait une préfeuille constituée de deux pièces soudées par le dos. Il s'agit d'une

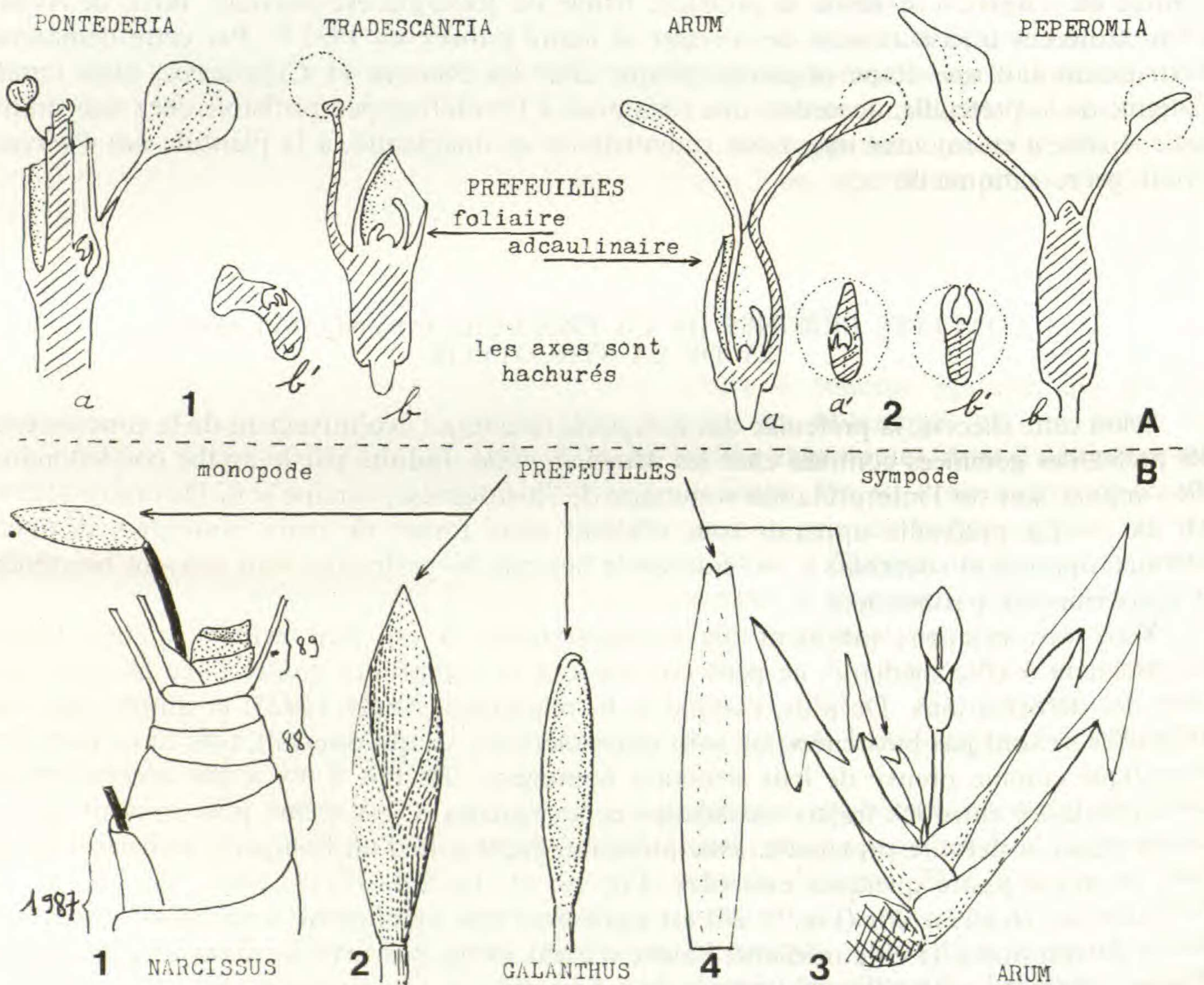


Fig. 11. — A, corrections (schémas) de fausses homologies (texte p. 321) : 1, comparaison entre un axe feuillé de *Pontederia* (a) et une germination de type *Commelina* (b) ; 2, comparaison entre germination d'*Arum* (a) et de *Peperomia* (b). — B, la préfeuille dans les croissances mono- et sym-podiale (schémas) ; *Narcissus* : 1, le bourgeon axial (ponctué) est représenté plus développé qu'il n'est au moment de la floraison 1988 ; 2, préfeuille-spathe  $\times 2/3$  ; *Arum* : 3, le bourgeon végétatif est axillaire avec préfeuille (4)  $\times 2/3$  ; le spadice, avec sa spathe, est axial ; *Galanthus* : spathe-préfeuille un peu avant floraison  $\times 1$ .



observation défectueuse. La préfeuille d'*A. officinalis*, telle que nous l'avons décrite (p. 308 et Fig. 10, 2) est organiquement entière, avec un seul plan de symétrie. Il est vrai qu'elle manifeste une gradation importante le long de la tige, et qu'elle peut être fortement bicarénée par compression, avant de disparaître sur les ramifications cladodisées. Les faits réels sont donc absolument inverses de ceux supposés par les auteurs : c'est au cours de l'ontogenèse que la préfeuille, organiquement entière, devient bifide à bipartite par écrasement contre l'axe. Les autres exemples interprétés par BUGNON & BONNARD (1966) ne sont pas davantage démonstratifs d'un processus évolutif de la préfeuille. Ils entrent dans la gamme de variabilité observable dans tous les groupes.

Les mêmes interprétations fautives s'étendent à certaines préfeuilles des rameaux inflorescentiels et floraux, ainsi que nous l'avons rappelé pour *Galanthus nivalis* (p. 321 et Fig. 11, B).

Pour reprendre le même exemple du *Chlorophytum comosum*, fâcheusement choisi par TROLL (1969) pour sa démonstration synfoliaire, nous avons constaté que l'histogenèse de ces préfeuilles exclut toute idée d'une double origine, même lorsque nous pouvons remarquer deux faisceaux vasculaires antérieurs à toute intervention mécanique (Fig. 9, 1b). Par la suite, elles peuvent effectivement présenter toute une gamme de variabilité (Fig. 10, 4); celles qui sont réduites et rejetées sur le côté sont évidemment unicarénées, mais elles ne représentent, ni une demi-préfeuille, ni l'une de deux préfeuilles supposées ancestrales. Il n'y a absolument pas de phylogénie dans ce processus de gradation.

En résumé, ces différents auteurs tiennent pour caractères fondamentaux et évolutifs, de simples états végétatifs.

Une autre étape est franchie par les auteurs qui homologuent la préfeuille au cotylédon. Nous avons déjà précisé (p. 278) que cette équivalence n'est pas rigoureuse chez les *Magnoliopsida*, et qu'elle est strictement inexistante chez les *Liliopsida* qui n'ont jamais eu de cotylédon. Nous pourrions donc rejeter sans examen toute proposition qui repose sur ce postulat. Citons cependant HAINES & LYE (1979) qui, voulant ranimer la théorie syncotylaire, surtout défendue par SARGANT (1903), ont rassemblé une intéressante documentation sur les plantules syncotylées de *Magnoliopsida*. En substance, leur raisonnement est le suivant : « Puisque certaines *Magnoliopsida*, dont les préfeuilles sont libres, ont cependant leurs cotylédons soudés, ce serait cette même évolution, plus avancée, qui aurait conduit à l'avènement des *Liliopsida*. Chez celles-ci, les préfeuilles seraient encore imparfaitement réunies dans de nombreux cas, tandis que leurs cotylédons seraient déjà soudés en une seule pièce, intimement et définitivement ». Ces dernières précisions, car, du propre aveu de ces auteurs, on ne connaît aucun cas de réversion du « cotylédon » chez les *Liliopsida*.... Evidemment ! Pour nous, des exemples de syncotylie et d'hétérocotylie, oui c'est vrai, ça existe.... chez les dicotylédones.

BURGER (1981) a justement dénoncé cette démarche intellectuelle qui consiste à extraire quelques cas particuliers d'un groupe, pour en faire ce que l'on suppose être l'état général d'un autre, où aucune exception inverse ne risque de se produire.

En conclusion, les idées préconçues sur la structure hétérogène de la préfeuille sont dues : à la méconnaissance des résultats obtenus en embryologie; au manque de travaux sur l'ontogenèse des préfeuilles; à l'attachement inconditionnel au mythe cotylédonaire. Enfin, c'est faire preuve de beaucoup d'obstination que de supposer une concrescence d'organes là où



elle a la moindre chance de se produire<sup>34</sup>. Il est pourtant clair que la forme bicarénée des préfeuilles est en corrélation directe avec la forme canaliculée des entrenœuds, surtout remarquable chez les *Poaceae*. Pourquoi imaginer une théorie pour la préfeuille et pas pour la tige<sup>35</sup> ?

Une tout autre et ancienne théorie, selon laquelle la paléa ne serait pas préfoliaire, mais résulterait de la soudure de deux pièces du périanthe, a été défendue par CHADEFAUD (Rev. gén. Bot. 62 : 1-20, 1955), SURKOV, in TSVELEV (1983), etc. Toute l'organographie des *Poaceae* s'oppose à une telle interprétation : la paléa est au rameau floral ce que les préfeuilles qui précèdent sont aux rameaux végétatifs, tandis que l'organotaxie des membres périanthaires est différente.

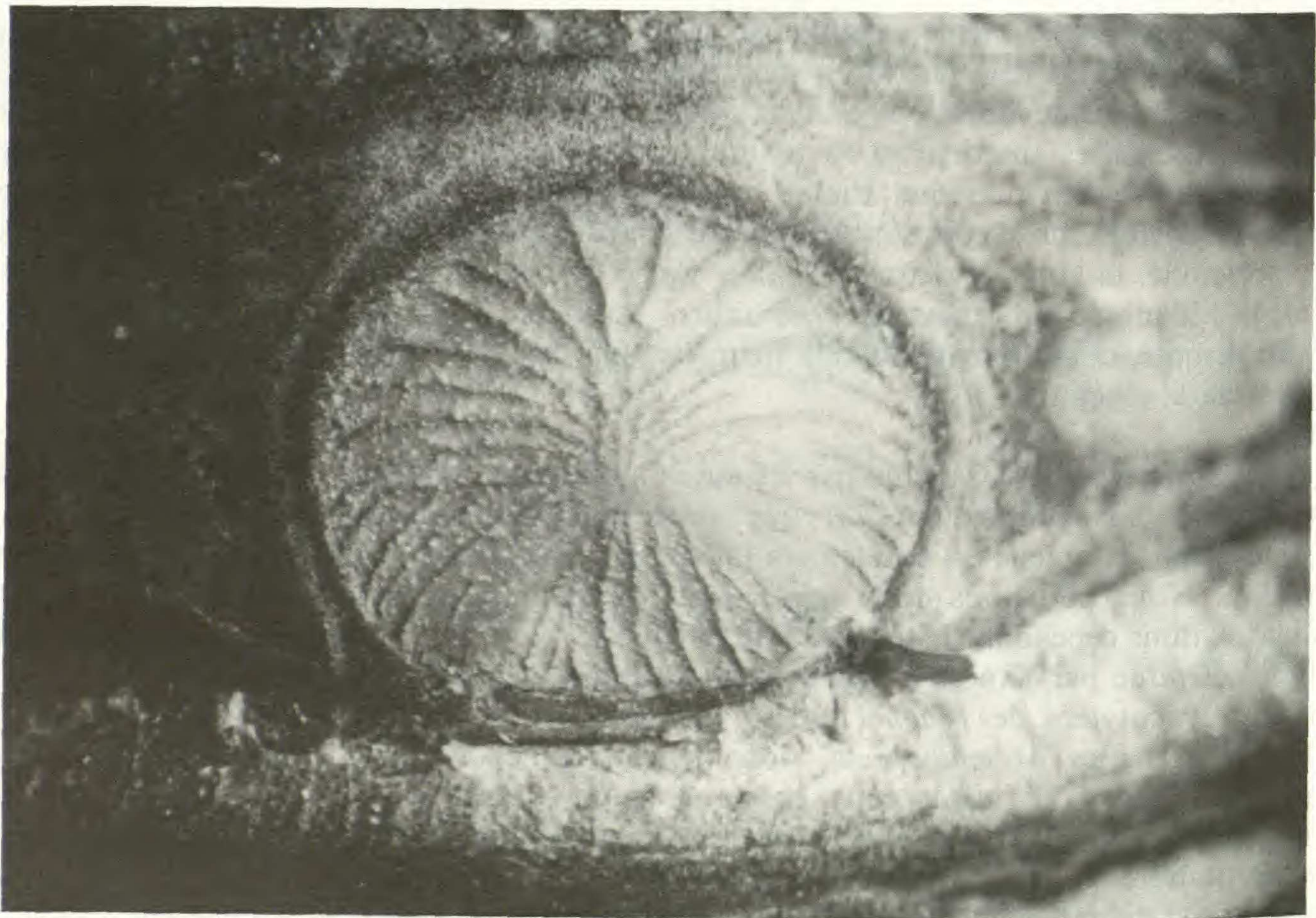


Fig. 12. — Préfeuille de *Alocasia cucullata* en place entre deux cicatrices foliaires  $\times 6$ .

34. C'est une simple remarque : mais on peut penser qu'une condescence en ce point du végétal, s'établirait de préférence entre le dos de la préfeuille et l'axe porteur (ce que BOYD imaginait entre sa « ligule » et le scutellum des *Poaceae*), plutôt qu'entre deux pièces initialement séparées, comme elles le sont chez les *Magnoliopsida*.

35. RAYNAL (1971 : 591) a bien suggéré que le méplat des axes inflorescentiels, chez les *Cyperaceae*, résulterait d'un épaulement du méristème axillaire. Il a admis lui-même que cette observation serait à vérifier par des examens plus précis.



## LA PRÉFEUILLE DANS LA DÉFINITION DES STRUCTURES MONOPODIALE ET SYMPODIALE

Le type de croissance, monopodial ou sympodial, chez certaines *Liliopsida* géophytes, est diversement interprété en raison de la contiguïté entre l'apex, végétatif ou floral, et le bourgeon axillaire, floral ou végétatif.

1. Spathe = préfeuille; scape = hypoprophyllé chez les *Amaryllidaceae* monopodiales.

C'est surtout *Galanthus nivalis* L. qui est l'objet de ces controverses. MÜLLER-DOBLIES (1971), dans une étude très documentée sur cette espèce, rapporte que trois auteurs seulement (plus LEVACHER, 1970, non cité) sont en faveur de l'interprétation sympodiale, à laquelle il adhère lui-même; tandis qu'une vingtaine (plus BRUNEAU & TURLIER, 1971, non citées) admettent une croissance monopodiale à la suite de la description initiale de SAINT-HILAIRE (1841).

LEVACHER (1970), que nous retiendrons comme représentatif de la conception sympodiale, ayant procédé à un examen cytologique du point végétatif, postule « La transformation progressive de l'apex végétatif en apex floral... »<sup>36</sup>. En attribuant ainsi une qualité axiale au rameau floral axillaire, il en ignore délibérément la préfeuille, pourtant aussi spectaculaire qu'est la spathe. Puis, passant au bourgeon qu'il suppose axillaire, il en recherche vainement la préfeuille. Ceci l'oblige à recourir aux exceptions, à dire, par ex., que, contrairement à la règle, la préfeuille serait abaxiale et, par conséquent, superposée à la feuille du cycle précédent.

BRUNEAU & TURLIER (1971) ont rétabli l'exactitude du processus monopodial, en montrant la persistance du point végétatif, malgré sa réduction par la croissance privilégiée du rameau floral. Cette forme d'empiètement chez les apex s'observe souvent à chaque initium, sans qu'il y ait changement de cycle, de sorte que la remarque de ces deux auteurs est parfaitement recevable.

Un simple examen organographique permet également une interprétation correcte. Tant chez *Galanthus nivalis* que chez quelques autres espèces, nous n'avons trouvé la moindre ambiguïté : il n'y a pas de discontinuité phyllotaxique d'un cycle saisonnier à l'autre. La cataphylle du nouveau cycle n'est aucunement une préfeuille ni une première feuille; elle fait suite (en position distique) à la feuille axillante qui, même si sa gaine n'est pas circulaire, s'intercale normalement entre les deux feuilles dites superposées par LEVACHER. Il suffit de reconnaître le caractère préfoliaire de la spathe pour que tout rentre dans l'ordre.

La structure de cette spathe-préfeuille est l'objet de la même erreur que nous venons de dénoncer, selon laquelle elle serait constituée de deux pièces géminées et soudées par le dos. Certains la figurent bien encore ainsi (EICHLER, 1878; RÜTER, 1918, etc.), mais d'autres finissent par ne figurer que les deux carènes séparées et à décrire deux spathes. C'est inexact : sauf l'apex échancré, la spathe est non seulement entière, mais elle est également close, tant que la fleur ne fait pas éclater les parties membraneuses (Fig. 11, B).

36. Que la fleur termine un rameau latéral (monopode), ou qu'elle termine l'axe préalable (sympode), il est bien évident que cela ne change rien à son ontogenèse, que chacun peut interpréter selon la théorie de son choix.



La croissance des *Narcissus*, *Sternbergia*, etc., est également monopodiale, ce qui infirme l'opinion de DENNE (1933). Chez ces espèces, le bourgeon terminal est bien distinct du rameau floral, et n'a aucunement, ni l'aspect, ni la structure d'un rameau axillaire.

Ce mode de développement, selon lequel le rameau floral anticipe le bourgeon axial, amène à penser que cela peut effectivement conduire, soit à une croissance sympodiale, assurée par les bourgeons axillaires sous-jacents, ainsi que l'ont suggéré BRUNEAU & TURLIER (1971); soit à la monocarpie, comme chez *Allium porrum* cultivé, par ex., sans que ces espèces perdent leurs scape et spathe d'origine.

En résumé, pour les *Amaryllidaceae* concernées, nous nous rallions à BRAUN (1853), dont l'excellente figure (EMBERGER, 1960 : 321) accorde sa place à la préfeuille. Nous confirmons que, chez ces plantes, le rameau floral (scape) est un hypoprophylle; que la spathe est une préfeuille. Quelques espèces à rhizome donnent également lieu à confusion, *Paris quadrifolia* L., par ex. (HUA, 1892).

## 2. Spathe = bractée chez les *Araceae* sympodiales.

Pour comparer une structure inverse de la précédente, nous pouvons choisir *Arum italicum* Mill., dont le cycle saisonnier rappelle celui des Narcisses, et dont le spadice est également entouré d'une spathe.

D'après notre schéma (Fig. 11, B), la position de la préfeuille indique très clairement que le bourgeon végétatif est axillaire, et que le spadice est axial. La spathe est donc une bractée, non une préfeuille. Si nous passons à l'examen d'un *Zantedeschia*, par ex., nous constaterions que les différents rameaux axillaires, émis au cours d'un même cycle saisonnier, produisent eux-mêmes des inflorescences terminales.

## FAUSSES HOMOLOGIES ET FAUX APPARENTEMENTS MAGNOLIOPSIDA-LILIOPSIDA BASÉS SUR LA PLANTULE

Nous réfutons ici quelques opinions qui prétendent confirmer le mythe cotylédonaire, ou en montrer l'intérêt dans l'évolution des Angiospermes. Il s'agit, soit d'erreurs d'interprétation, ainsi que cela apparaît aux propres illustrations des auteurs; soit d'observations défectueuses.

### COMPARAISON INEXACTE D'UNE GERMINATION DE *TRADESCANTIA* ET D'UN AXE FEUILLÉ DE *PONTERIDIA*.

Par cette interprétation qu'EMBERGER (1960 : 484) a reproduite, VELENOWSKY (1905-1913) espérait démontrer la nature cotylédonaire du protocorme du *Tradescantia*, en l'homologuant au pétiole foliaire du *Pontederia*. Il ne s'agit que d'une vague analogie morphologique, peu généralisable, que l'auteur avait dû remanier, et dont l'interprétation supposait que le sens du développement du *Tradescantia* soit inversé (cf. germination du type *Commelina*, p. 291 et Fig. 5, 1-3).

Les homologues correctes sont celles que montre notre schéma (Fig. 11, A). Chez *Pontederia*, la gaine-ligulée d'une feuille axillante recouvre le bourgeon axillaire, dont la



préfeuille est adossée à l'axe porteur. Chez la germination du *Tradescantia*, parfaitement compréhensible d'après la plantule, dont elle ne fait que déployer les organes, il n'y a pas de feuille axillante; l'axe porteur c'est le protocorme, dont le bourgeon lui est adossé par la préfeuille.

#### HOMOLOGIE INEXACTE ENTRE PLANTULES DE PIPERACEAE ET D'ARACEAE.

L'apparement entre *Piperaceae* et *Araceae*, que certains auteurs font valoir d'après quelques caractères communs, impliquerait également les plantules. C'est HILL (1906) qui prétendit qu'il y avait une grande similitude entre les germinations de certains *Peperomia*, d'une part, et des *Arum* et *Arisaema*, d'autre part. Malgré quelques réserves, cette interprétation fut reprise par plusieurs auteurs, LOTSY (1911), par ex., puis EMBERGER (1960 : 1034) qui écrivit : « La germination des Aracées évoque énormément celles de certaines Pipéracées ». Par contre, DAHLGREN & CLIFFORD (1982 : 294), sans faire allusion à la morphologie des embryons (plantules) ont indiqué que l'état chlorophyllien, fréquent chez les *Araceae*, est nul chez les *Piperaceae*, et doit s'ajouter au nombre des caractères distinctifs.

Choisir le type germinatif d'un *Arum* ou d'un *Arisaema*, et le comparer à celui de certains *Peperomia* pour en tirer des conclusions phylogéniques, est arbitraire et abusif. Car, d'une part, ce type germinatif n'est pas représentatif de l'ensemble des *Araceae* dont le polymorphisme est bien connu, et que, d'autre part, il se retrouve dans de nombreux autres groupes de *Liliopsida* (Fig. 5, 6). De plus et surtout, il s'agit de l'interprétation sommaire d'une vague ressemblance, sans rapport avec les structures réelles (Fig. 11, A). Les plantules de *Peperomia* sont dicotylédonées, qu'elles soient hétérocotylées ou non selon les espèces; celles des Aracées sont constituées d'un protocorme pourvu de son bourgeon axillaire, sans trace de cotylédon.

#### INTERPRÉTATION INEXACTE DE LA PLANTULE DES DIOSCOREACEAE.

Cette famille est considérée comme ayant de nombreux caractères dicotylédones, qui justifieraient son rattachement aux *Magnoliopsida* par certains auteurs. Ceux de ces caractères, empruntés à la plantule pour étayer cette façon de voir, sont tous faux.

1. L'interprétation, selon laquelle la position visuellement latérale du « cotylédon » confirmerait la nature axiale de la « gemmule », suppose un ordre organotaxique inverse de ce qu'il est en réalité. Car c'est le protocorme qui est préséant et axial, et c'est le bourgeon, ultérieurement initié, qui est latéral, comme cela est confirmé par les études d'embryogenèse, même conduites dans le cadre du mythe cotylédonaire comme celle de NAGARAJA RAO (1953). Cet aspect n'est d'ailleurs pas exceptionnel, puisque on peut l'observer chez *Stratiotes* (BAUDE, 1956), *Aponogeton*, et surtout chez les *Poaceae*.

2. MIRBEL (1810), puis JUSSIEU (1839), furent parmi les premiers à remarquer que le bourgeon n'est pas occulté, ou ne l'est qu'imparfaitement par une pièce basale. Cette structure n'a jamais été correctement interprétée. Pour nous, la plantule des *Dioscoreaceae* est pourvue d'un épiblaste et est dépourvue de préfeuille (Fig. 6, 10). L'épiblaste, plus ou moins développé, est une production du protocorme; il a valeur de membre axillant (JACQUES-FÉLIX, 1958b; 1982 : 26), et se situe donc sous le bourgeon; tandis qu'une préfeuille, malgré ses rapports



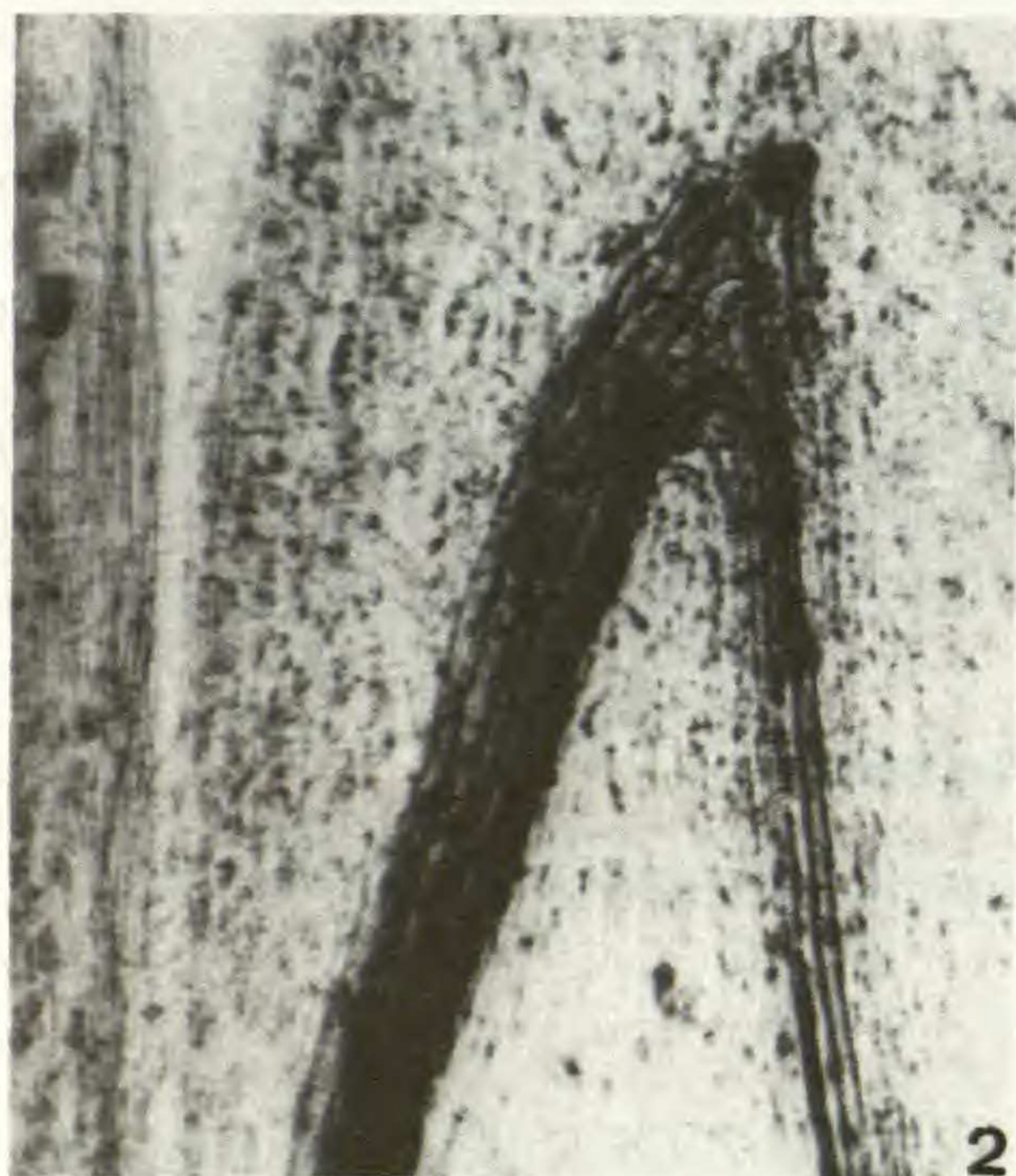
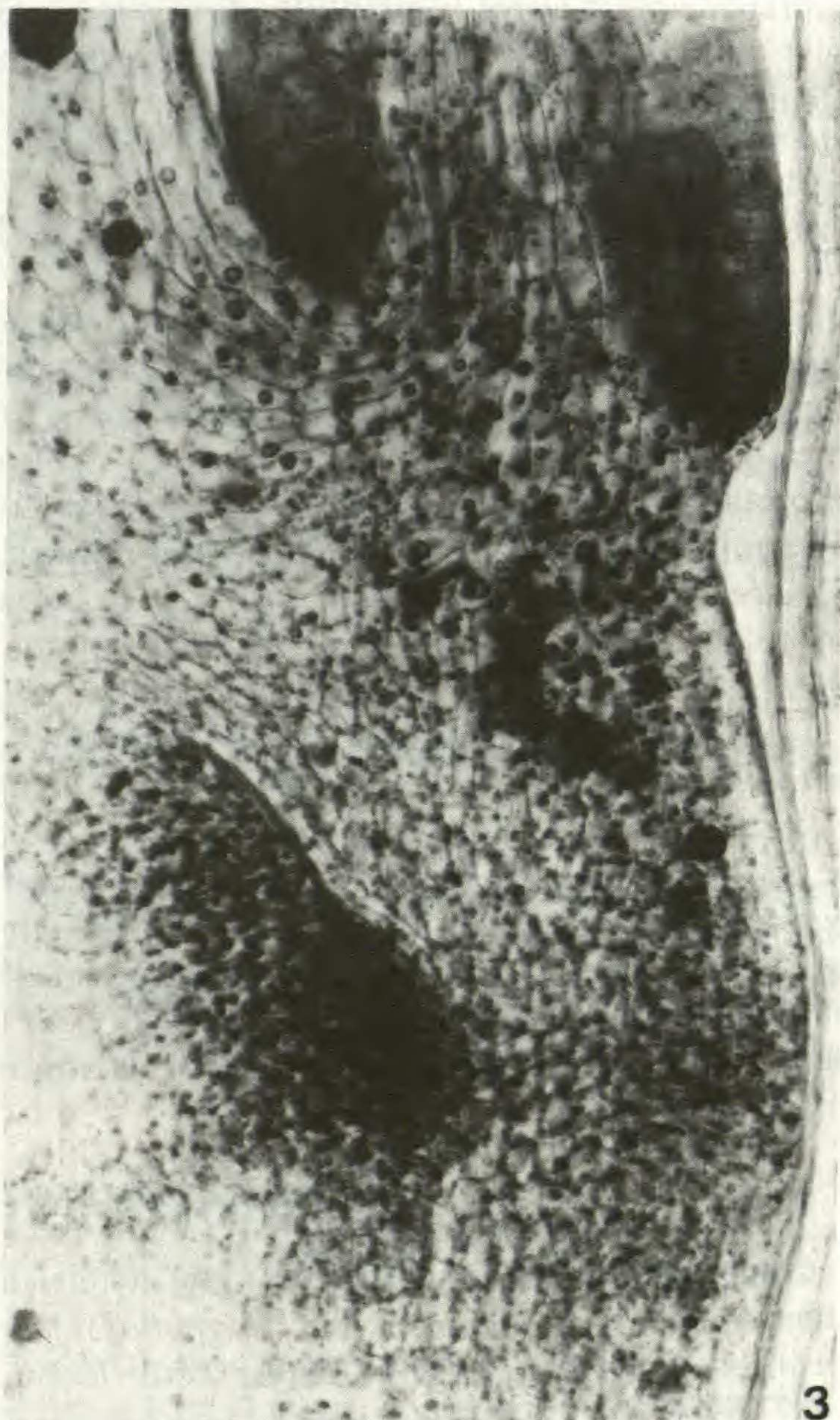
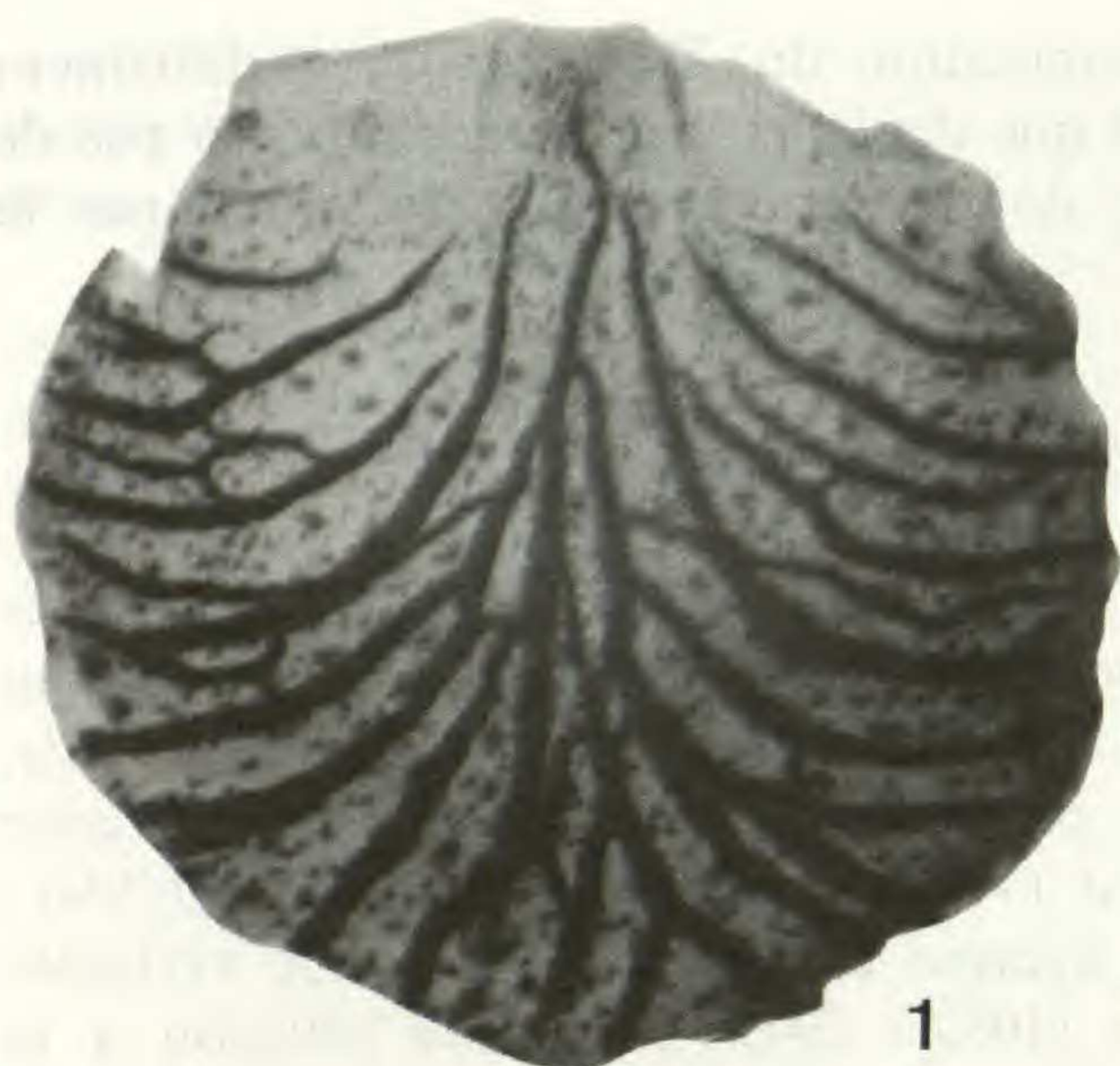


Fig. 13. — Préfeuilles : 1, *Alocasia* sp.  $\times 16$ ; 2, *Asparagus*, faisceaux vasculaires entraînés dans la préfeuille de la plantule  $\times 126$ ; 3, bourgeon de *Dieffenbachia*, correspond à l'encadré (inversé) de la fig. 9, 5  $\times 125$ .

histologiques avec le protocorme, est le premier membre foliaire du bourgeon, avec plan de symétrie situé au-dessus du bourgeon, ce que nous avons expliqué tout au long de cette note.

3. Evidemment, cet épiblaste, comme chez les *Poaceae*, ne pouvait manquer d'être proposé comme « deuxième cotylédon » par certains auteurs, comme BECCARI (1870), par ex., qui en faisait son « cotyledone piccolo ». Quant à la dicotylédonie décrite par LAWTON & LAWTON (1967), elle associait le protocorme laminé de certains *Dioscorea* à la première feuille abaxiale. Cette version est donc du même ordre que celle dénoncée plus haut à propos des *Arum* et *Peperomia*.



## SECTEUR INFRANODAL ET BASE RADICULAIRE

Bien que la compréhension de ces deux parties de la plantule ne soit pas nécessaire à la réfutation du mythe cotylédonaire, elle complète la notion du protocorme terminé à ses deux extrémités.

SECTEUR INFRANODAL. — Il est exactement l'homologue de l'hypocotyle des *Magnoliopsida*. C'est sous ce nom, inadéquat chez les *Liliopsida*, que BOYD (1932 : 194) en a indiqué les différentes modalités germinatives.

Chez les germinations admotives, nous avons vu que cette partie est rapidement supplantée par la croissance du bourgeon axillaire et de son propre système racinaire. Le secteur supra-axillaire étant lui-même éliminé, certains auteurs ont eu tendance à considérer ces parties comme étant de simples accessoires germinatifs du « blaste ». Nous avons rappelé, çà et là, que le fait de négliger ces premiers éléments de l'axe embryonnaire nuit à la compréhension de la structure réelle de la plantule des *Liliopsida*. Chez certaines germinations rémotives, dont l'axilla est située près de la base, le secteur infranodal est également rapidement remplacé par le système racinaire du bourgeon, comme chez nos *Allium* cultivés, par ex., et toutes autres espèces rosettées, bulbeuses, etc.

Inversement, il existe des plantules à germination rémotive, chez lesquelles le secteur infranodal est le premier à se développer et peut s'accroître variablement pour assurer l'implantation correcte de la jeune plante : émergence du bourgeon ou meilleur enracinement. Il remplit ainsi le rôle dévolu à l'hypoprophylle, ou autres entrenœuds du bourgeon axillaire dans les autres cas. Nous connaissons de telles germinations chez les *Commelinaceae* (Fig. 5), *Chlorophytum* (Fig. 5, 8), *Iris*, *Luzula*, *Alisma* (Fig. 6), etc.; et parmi les espèces ligneuses, *Cordylina* (Fisher & TOMLINSON, 1972), etc. Même chez ces espèces, le système racinaire initial est complété par les racines nodales du rameau axillaire, de sorte qu'il y a toujours d'importantes différences d'établissement entre les plantules des deux Classes d'Angiospermes.

BASE RADICULAIRE. — Le système racinaire de la plantule peut comporter trois éléments simultanés : 1) la base radriculaire ; 2) la (ou les) racine adventive du protocorme ; 3) la (ou les) racine adventive du nœud préfoliaire. Leur contribution respective dans les fonctions initiales de fixation et d'absorption est variable : a) la base radriculaire est pilifère et joue le premier rôle effectif ; b) ou bien la base radriculaire ne joue qu'un rôle extractif et c'est la racine endogène du protocorme qui intervient la première ; c) ou encore, chez les espèces à évolution séminale accélérée, les deux étapes précédentes sont (ou peuvent être) dépassées et c'est la racine du nœud préfoliaire qui est le premier élément effectif du système racinaire de la jeune plante.

La confusion organographique entre ces éléments est fréquente et se traduit par une confusion glossologique, le terme de « radicule » étant appliqué à la première racine adventive fonctionnelle.

Lorsque les bases radculaires sont bien différenciées et pilifères, comme chez les *Commelinaceae*, par ex. (Fig. 5), ou s'allongent sensiblement au cours de la germination, chez les *Poaceae*, par ex. (Fig. 9, 7), plusieurs auteurs supposent qu'il s'agit d'une exclusivité propre à leur sujet d'étude, à celui des *Alismatales* palustres, par ex. (Fig. 6, 7), et beaucoup leur attribuent un nom particulier : « orbis », « garlande », « swollen collar », « coléorhize », etc.



C'est que, malgré d'excellents travaux particuliers, le traitement général de cette question n'a pas fait de progrès. Les premiers morphologistes acceptaient l'idée d'une endogénie générale de la « radicule » entourée d'une « gaine radriculaire », souvent homologuée à la « coléorhize protégeant la radicule » des *Poaceae*. Ils reconnaissaient plusieurs degrés à cette endogénie, selon que la première racine, lysigène ou non, se différencie profondément ou non. Même dans ce dernier cas la base radriculaire peut être pilifère et se distinguer de la première racine (*Cyperaceae*, *Triglochin*, etc.).

En résumé, la question du mythe cotylédonaire étant définitivement résolue, celle qui reste posée est la reconnaissance du degré d'homologie entre la base radriculaire de nos plantules et la radicule vraie des *Magnoliopsida*. Ce sujet, que nous faisons qu'évoquer ici<sup>37</sup>, exigerait d'être repris dans son ensemble et dans l'esprit du protocorme ramifié.

## VI. CONCLUSIONS

« Il n'y a rien de plus difficile, à ce qu'il paroît, que lorsqu'une idée entre dans la science, elle parvienne au degré d'action suffisant, pour pénétrer jusques dans la partie didactique, et pour se vivifier en quelque sorte par ce moyen ». J. W. DE GOETHE : La Métamorphose des Plantes (1831).

Notre conception de la plantule des *Liliopsida* (1957-58 ; 1982) ne résulte pas d'une interprétation qui s'ajouterait à beaucoup d'autres. Ce n'est pas davantage une théorie qui, pour être réfutée ou confirmée, exigerait des moyens d'investigation encore inexistants, ou qui serait basée sur des hypothèses phylogéniques invérifiables. Elle résulte de l'exacte compréhension de ce qu'est le développement chez les Cormophytes, tel que chacun, libéré d'idées préconçues, peut l'observer avec le seul secours de moyens optiques très ordinaires. Ces structures, abondamment décrites et figurées, ont malheureusement été interprétées selon le mythe cotylédonaire, qui voudrait que les deux Classes d'Angiospermes aient eu un même équipement cotylédonaire originel, puis aient été séparées par l'évolution du nombre des cotylédons.

A ce niveau de la botanique qu'est l'organographie, notre rôle, par le moyen des termes conventionnels dont nous disposons, tels que axe, feuille, etc., est de donner une définition correcte de la plantule, avant tout autre spéculation théorique éventuelle. Il est significatif que toutes les tentatives de justification d'une structure cotylédonaire, aient été contraintes à des démarches inductives hasardeuses, que nous pourrions résumer ainsi : « L'existence, chez les *Magnoliopsida*, de quelques espèces dont les deux cotylédons sont fusionnés, ou dont l'un d'eux est avorté, prouve que toutes les *Liliopsida* sont évolutivement monocotylées par ces mêmes processus » !

Notre démarche est inverse. Nous sommes partis du fait général que la préfeuille des axes feuillés correspond à une ramification ; ayant reconnu l'homologie générale entre cette préfeuille et celle de la plantule, nous en avons déduit que celle-ci est constituée d'un axe terminé à ses deux extrémités, d'un bourgeon axillaire, et d'un système racinaire adventif. Bien que le paradigme cotylédonaire ait été normalisé par l'enseignement, livrant ainsi les botanistes aux cruelles incertitudes de l'origine, de la structure et de la position terminale ou latérale d'un

37. Nous ne donnons aucune référence bibliographique sur cette question.



cotylédon imaginaire, quelques auteurs ont émis des doutes sur cette interprétation. Ce fut d'abord JUSSIEU (1839) qui fit des remarques intéressantes à propos des *Lemnaceae* (voir p. 296). Puis REISSEK (1943), dont la note fut négligée, même des auteurs de langue allemande. Quant à SACHS (1862), il émit quelques critiques, sans proposer de solution, etc.

C'est BAILLON (1911) qui a tout dit, tant en ce qui concerne le remplacement de l'axe initial par un bourgeon, que celui de la radicule par un appareil racinaire adventif. Cette remarquable note, qu'aucun auteur n'a connue..... ou voulu connaître, avait été insérée, il est vrai, à une place inadéquate du Dictionnaire des Plantes. Je dois au seul hasard d'en avoir pris connaissance (JACQUES-FÉLIX, 1982b). Puis, selon TSVELEV (1983 : 18), SMIRNOV aurait fait, en 1953, allusion à la nature axiale du scutellum chez les *Poaceae*. Enfin, c'est en 1957 que j'ai compris la structure ramifiée de la plantule des *Poaceae*, en identifiant sa préfeuille, dite « coléoptile », à celle des axes végétatifs, puis en étendant aussitôt cette notion à l'ensemble des *Liliopsida* (1958b). Je n'ai rien à renier de cette approche, puisque la présente note en est le développement.

Nous n'avons pas à insister ici sur les répercussions d'une connaissance exacte de la plantule sur la classification et la phylogénie. Nous dirons seulement que la notion du protocorme n'intervient pas dans la classification interne des *Liliopsida*. En revanche, elle en confirme l'homogénéité, telle qu'elle est déjà suggérée par l'excellent critère de BENHKE (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 85), et admise par divers auteurs, DAHLGREN, CLIFFORD & YEO (1985), par ex. C'est-à-dire que tous les rapports de filiation entre *Magnoliopsida* et *Liliopsida*, basés sur de fausses interprétations de la plantule, sont en porte-à-faux et sont à rejeter.

Le seul caractère valable en embryologie comparée est très précisément celui du protocorme. Si l'idée d'une origine ptéridologique a été émise dès 1870 par HANSTEIN, et agréée depuis par quelques auteurs, tels que BURGER (1981), MESTRE & GUÉDÈS (1983), pour ne citer que deux références récentes, c'est surtout en établissant clairement l'homologie entre le protocorme des *Liliopsida* et le « pied » de la plantule de certaines Ptéridophytes (JACQUES-FÉLIX, 1958b : 336 ; 1982 : 32) que cette notion a été considérablement renforcée. Le protocorme ramifié ne doit donc pas être perçu comme la conséquence d'une « déchéance » de l'apex. Plus exactement, il y a passage d'une fonction apicale primaire à une fonction haustoriale, et on peut penser que c'est là le comportement initial du protocorme des *Liliopsida*. Cette ramification est effectivement la première de celles qui suivent chez les espèces sympodiales, largement représentées chez les *Liliopsida*, dont les apex passent périodiquement à l'état floral. Même les plus majestueux des Palmiers monocaules, ne sont eux-mêmes qu'un rameau de la plantule originelle.

Deux notions nous paraissent utiles à la compréhension des plantules et germinations chez les Angiospermes :

1) Celle de la préfeuille, qui permet de détecter le processus de ramification chez les *Liliopsida*.

2) Celle de l'embryon palingénétique, qui permet d'éliminer quelques faux problèmes. Parmi les *Liliopsida*, chez les *Orchidaceae*, par ex., est-ce bien important de rechercher si le bourgeon apical, qui se développe après action d'un endophyte, est gemmulaire ou adventif, les premières feuilles n'étant, de toute façon, aucunement cotylédonaire ? Parmi les *Magnoliopsida*, chez certaines Ranales par ex., est-ce bien préoccupant de savoir si les deux premiers membres foliaires qui, par définition, ne sont pas des cotylédons, sont opposés ou alternes ?



Enfin, tant en ce qui concerne le cotylédon que la préfeuille, nous avons eu à dénoncer çà et là le recours abusif à la phylogénie pour résoudre des problèmes qui relèvent de l'ontogénie.

Cette note, surtout consacrée à la préfeuille des *Liliopsida*, a été bien longue. Nous espérons cependant qu'elle rendra acceptable pour tous le concept du protocorme ramifié chez la plantule, et qu'elle mettra fin aux spéculations sur le « cotylédon ». Il y bien d'autres choses à faire en botanique que de se disputer sur un mythe.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARBER, A., 1925. — *Monocotyledons; a morphological study*. Cambridge University Press.
- BAILLON, H., 1891. — *Dictionnaire des Plantes* 3; art. Reproduction, p. 713 & suiv.
- BAUDE, E., 1956. — Die embryoentwicklung von Stratiotes aloides. *Planta* 46 : 649-671.
- BECCARI, O., 1870. — Nota sull'embrione delle Dioscoreaceae. *Nuovo Gior. Bot. Ital.* 2 : 149-155.
- BEHNKE, H.-D., in DAHLGREN & CLIFFORD, 1982.
- BIRADAR, N. V. & MAHABALE, T. S., 1968. — Studies on Palms : embryology of *Phoenix robusta* Hook. *Proc. Indian Acad. Sci.*, sect. B, 68 : 1-8.
- BLASER, H. W., 1944. — Studies in the morphology of the Cyperaceae. II. The prophyll. *Amer. J. Bot.* 31 : 53-64.
- BLODGETT, O. W., 1923. — The embryo of *Lemna*. *Amer. J. Bot.* 10 : 336-342 + pl. 28.
- BOUREAU, E., 1957. — *Anatomie végétale*. 3 vol., Paris.
- BOYD, L., 1932. — Monocotylous seedlings. Morphological studies in the post-seminal development of the embryo. *Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 31 : 1-286.
- BOYD, L. & AVERY, G. S., 1936. — Grass seedling anatomy : The first internode of *Avena* and *Triticum*. *Bot. Gaz.* 97 : 765-769.
- BRAUN, A., 1853. — *Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species*. Berlin.
- BROWN, W. V., 1960. — The morphology of the grass embryo. *Phytomorphology* 10 : 215-223.
- BRUNEAU, A. & TURLIER, M.-F., 1971. — Structures monopodiale et sympodiale : étude de quelques exemples d'interprétation controversée. *Bull. Soc. Bot. France* 118 : 543-560.
- BUGNON, F., 1967. — Comparaison des manifestations morphologiques de la polarité primaire dans les bourgeons axillaires, dérivés de la condition axillaire et adventifs. *Bull. Soc. Bot. France* 114 : 21-32.
- BUGNON, F. & JOFFRIN, G., 1962. — Recherches sur la ramification de la pousse chez *Vallisneria spiralis* L. *Bull. Soc. Bot. France*, Mém. : 61-72.
- BUGNON, F. & BONNARD, J., 1966. — Introduction à l'étude du système préfoliaire chez les Monocotylédones. *Bull. Sci. Bourgogne* 24 : 13-38.
- BURGER, W. C., 1981. — Heresy revived : The Monocot Theory of Angiosperm origin. *Evolutionary Theory* 5 : 189-225.
- BURKILL, I. H., 1949. — The ontogeny of the stem of Common Bryony, *Tamus communis* Linn. *J. Linn. Soc., Bot.* 53 : 313-382.
- BUVAT, R., 1955. — Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol. (Paris)* 31 : 596-656.
- CHIKKANNAIAH, P. S., 1963. — Embryology of some members of the family Commelinaceae : *Commelina subulata* Roth. *Phytomorphology* 12 : 174-184.



- CHOUARD, P., 1931. — Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 10, 13 : 131-323.
- CLIFFORD, H. T., 1970. — Monocotyledon classification with special reference to the origin of grasses (Poaceae). In *New Research in Plant Anatomy*. Suppl. 1 to *J. Linn. Soc., Bot.* 63 : 34-35.
- CORNER, E. J. H., 1966. — *The natural history of palms*. 393 p., London.
- DAHLGREN, R. M. T. & CLIFFORD, H. T., 1982. — *The Monocotyledons. A comparative study*. Academic Press, London, 377 p.
- DAHLGREN, R. M. T., CLIFFORD, H. T. & YEO, P. F., 1985. — *The Families of the Monocotyledons*. 520 p.
- DAHLGREN, R. M. T. & RASMUSSEN, F. N., 1983. — Monocotyledon Evolution : Characters and Phylogenetic Estimation. *Evolutionary Biol.* 16 : 255-395.
- DAVIS, G. L., 1966. — *Systematic embryology of the Angiosperms*.
- DENNE, M. P., 1959. — Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. The stem apex. *Ann. Bot.* 23 : 121-129.
- DIDRICHSEN, A., in BOYD, 1932.
- DUTAILLY, G., 1875. — Observations sur l'Aponogeton distachyum. *Cong. Assoc. Fr. Avanc. Sci. Nantes* 1875 : 707-724, 2 pl.
- DUTAILLY, G., 1879. — Sur la préfeuille des Graminées. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* : 213-214.
- EBELING, M., 1885. — Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. *Flora* 68 : 179-194, pl. III.
- EICHLER, A. W., 1875 (2<sup>e</sup> éd. 1964). — *Blutendiagramme*, vol. I, 347 p.
- EMBERGER, L., 1960. — Les végétaux vasculaires. In CHADEFAUD & EMBERGER, *Traité de Botanique* 2. Masson, Paris, 1539 p.
- ESAU, L., 1977. — *Anatomy of seed plants*.
- EVANS, W. E., in BOYD, 1932.
- FISHER, J. B. & TOMLINSON, P. B., 1972. — Morphological studies in *Cordyline* (Agavaceae). II. Vegetative morphology of *Cordyline terminalis*. *J. Arnold Arbor.* 53 : 113-127.
- GAERTNER, J., 1788. — *De fructibus et seminibus Plantarum*.
- GATIN, C. L., 1905 (1906). — Recherches sur la germination des Palmiers. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 9, 3 : 189-314.
- GATIN, C. L., 1908. — Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 9, 8 : 113-145 + 2 pl.
- GATIN, C. L., 1921. — Première contribution à l'étude de l'Embryon et de la Germination des Aracées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 10, 3 : 145-180.
- GOEBEL, K., 1921. — Zur Organographie der Lemnaceen. *Flora* 114 : 278.
- GOETHE, J. W. de, 1831. — *La Métamorphose des Plantes* (bilingue), 240 p.
- GRAVIS, A., 1898. — Recherches anatomiques et physiologiques sur *Tradescantia virginica*. *Mém. Couron. Acad. Roy. Sci. Belg.* 57 : 1-304 + 27 pl.
- GRAVIS, A., 1943. — Observations anatomiques sur les embryons et les plantules. *Lejeunia*, Mém. n° 3 : 180 p. ; Liliopsida : pl. 42-48.
- GROOTJEN, C. J. & BOUMAN, F., 1981. — Development of ovule and seed in *Standfieldiella imperforata* (Commelinaceae). *Acta Bot. Neerl.* 30 (4) : 265-275.
- GUÉDÈS, M., 1968. — Sur l'interprétation du coléoptile des Graminées. *C. R. Acad. Sc. Paris* 267 : 306-308.
- GUIGNARD, J.-L., 1961a. — Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus vegetus* Willd. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252 : 2125-2127.



- GUIGNARD, J.-L., 1961b. — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez le *Chamaerops humilis* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 253 : 1834-1836.
- GUIGNARD, J.-L., 1962. — Recherches sur l'embryogénie des Graminées ; rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 12, 2 : 491-610 (Thèse 1961).
- GUIGNARD, J.-L., 1963. — Embryogénie des Aracées. Développement de l'embryon chez le *Pistia stratiotes* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 257 : 1139.
- GUTTENBERG, H. von, 1960. — Embryologische Studien von Monocotyledonen. 3. Die Embryogenese von *Triglochin maritimum* L., *Arum maculatum* L. und *Typha latifolia* L. *Flora* 149 : 243-281.
- GUTTENBERG, H. von & SEMLOW, A., 1957. — Die Entwicklung des Embryos und des Keimpflanze von Cyperaceen. *Botanische Studien* 7 : 127-141.
- HACCIUS, B. & LAKSHMANAN, K. K., 1966. — Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledo und Sprosscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba* ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattorgane. *Beitr. Biol. Pfl.* 42 : 425-443.
- HACCIUS, B. & PHILIP, V. J., 1979. — Embryo Development in *Cocos nucifera* L. A Critical Contribution to a General Understanding of Palm Embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.
- HAINES, R. W., 1968. — Prophylls and branching in Cyperaceae. *J. E. African Nat. Hist. Soc.* 26 : 51-70.
- HAINES, R. W. & LYE, K. A., 1979. — Monocotylar seedlings : a review of evidence supporting an origin by fusion. *J. Linn. Soc., Bot.* 78 : 123-140.
- HANSTEIN, J., 1870. — Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dikotylen. *Bot. Abh.* 1 : 1-110.
- HEGELMAIER, F., 1868. — *Die Lemnaceen. Eine monographische Untersuchung.* Leipzig, 169 p.
- HILL, A. W., 1906. — The morphology and seedling structure of the geophilous species of *Peperomia* together with some views on the origin of Monocotyledons. *Ann. Bot.* 20 : 395-427.
- HOFMEISTER, W., 1861. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. *Abh. Math. Phys. Cl. Kgl. Sächs. Ges. Wiss.* 6 : 535-672 ; 7 : 629-760.
- HUA, H., 1892. — Le rhizome de *Paris quadrifolia* est-il sympodique ou monopodique. *J. Bot.* (Morot édit.) 6 : 161-166.
- IRMISCH, Th., 1856. — *Beitr. vergl. Morph. Pfl.* 3 : pl. VII.
- IRMISCH, Th., 1874. — *Beitr. vergl. Morph. Pfl.* 5 : pl. XIX.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1957 & 1958a. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *C. R. Acad. Sci. Paris* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *C. R. Acad. Sci. Paris* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *C. R. Acad. Sci. Paris* 246 : 150-153.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1958b. — Evolution des idées sur l'embryon des Gramineae. *83<sup>e</sup> Congrès des Sociétés Savantes, Poitiers, 1958* : 323-327.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — *Les Graminées d'Afrique tropicale.* Paris, 345 p.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1982a. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia*, 4 : 3-40.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1982b. — Les idées méconnues de Henri Baillon sur la structure de l'embryon des Monocotylédones. *C. R. Acad. Sci. Paris* 295 : 255-257.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1985. — Organographie comparée des plantules de Zosteraceae et de Poaceae (Liliopsida) : Rapports phylogéniques entre ces deux familles. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia*, 7 : 377-383.
- JACQUES-FÉLIX, H., LETOUZEY, R. & SATABIÉ, B., 1982. — Note sur le stipe hypogé du *Raphia regalis* Becc. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia*, 4 : 161-176.
- JAEHN, F. & ROUX, J., 1986. — Architecture et cycle annuel du colchique adulte. *Bull. Soc. Bot. France* 133, Lettres bot. (3) : 225-233.



- JUGUET, M., 1971. — *Embryogénie des Cyperaceae et des familles voisines. Application à la connaissance de l'embryon des Monocotylédones et à la Systématique*. Thèse, Amiens, 300 p. miméograph.
- JUSSIEU, Ad. de, 1839. — Mémoire sur les Embryons monocotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 2, 11 : 341-361 + 1 pl. h.t.
- KAUL, R. B., 1978. — Morphology of germination and establishment of aquatic seedling in Alismataceae and Hydrocharitaceae. *Aquatic Bot.* 5 : 139-147.
- KLEBS, G., 1881-1885. — *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung*. Unters. Bot. Inst. Tübing.
- KULKARNI, K. M. & MAHABALE, T. S., 1974. — Studies on palms. Embryology of *Livistona chinensis* R. Br. *Proc. Indian Acad. Sci.*, sect. B, 80 : 1-17.
- LAKSHMANAN, K. K., 1978. — Studies on the development of *Commelina benghalensis*, III. Cotyledon. *Phytomorphology* 28 : 253-261.
- LAWALRÉE, A., 1952. — L'Embryologie des Lemnaceae. Observations sur *Lemna minor* L. *La Cellule* 54 (3) : 303-326, 3 pl.
- LAWTON, J. R. & LAWTON, S., 1967. — The morphology of the dormant embryo and the young seedling of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 178 : 153-160.
- LEDIN, R. B., 1954. — The vegetative shoot apex of *Zea mays*. *Amer. J. Bot.* 41 : 11-17.
- LEVACHER, Ph., 1970. — La croissance du Perce-neige (*Galanthus nivalis* L.), et la position superposée de la préfeuille du bourgeon de remplacement. *C. R. Acad. Sci. Paris* 271 : 1079-1082.
- LONGEVIALLE, M., 1973. — Compléments d'informations apportés par l'étude des surfaces en embryogénie. Application à l'étude du développement embryonnaire chez *Asparagus officinalis* L. *Mém. Soc. Bot. France* : 367-382.
- LOTSY, J. P., 1911. — *Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III, Cormophyta Siphonogamia*.
- MAHESHWARI, S. C. & BALDEV, B., 1958. — A contribution to the morphology and embryology of *Commelina forskalaei* Vahl. *Phytomorphology* 8 : 277-298.
- MAHESHWARI, S. C. & KAPIL, R. N., 1963. — Morphological and embryological studies on the Lemnaceae. *Amer. J. Bot.* 50 : 677-686.
- MALPHIGI, M., in PLANTEFOL, 1976.
- MARTIN, A. C., 1946. — The comparative internal Morphology of Seeds. *Amer. Midl. Natur.* 36 (3) : 513-600.
- MARTIUS, C. F. P. von, 1823-1840. — *Historia Naturalis Palmarum*.
- MESTRE, J.-C. & GUÉDÈS, M., 1983. — Nature et signification phylogénétique du cotylédon. *Bull. Soc. Bot. France, Actual. bot.*, 130 (3-4) : 7-22.
- MIRBEL, C. F., 1809. — Observations sur la germination de l'oignon et de l'asperge. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 13 : 156-158, pl. 13 & 14.
- MIRBEL, C. F., 1810. — Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 16 : 419.
- MIRBEL, C. F., 1815. — *Eléments de Physiologie végétale et de Botanique*.
- MULLENDORE, N., 1935. — Anatomy of the seedling of *Asparagus officinalis*. *Bot. Gaz.* 97 : 356-375.
- MÜLLER-DOBLIES, D., 1971. — *Galanthus* ist doch sympodial gebaut! *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 84 : 665-682.
- NAGARAJA RAO, A., 1953. — Embryologie of *Dioscorea oppositifolia*. *Phytomorphology* 3 : 121-126.
- PETIT-THOUARS, A. Aubert du, 1819. — *Cours de Phytologie ou de Botanique générale*.
- PLANTEFOL, L., 1962. — Structure et fonctionnement du méristème terminal de la tige. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* : 3-14.
- PLANTEFOL, L., 1976. — Sur l'emploi scientifique correct du mot : plantule. *C. R. Acad. Sci. Paris* 282 (Vie académique : 23-28).



- POITEAU, A., 1809. — Mémoire sur l'Embryon des Graminées, des Cypéracées et du Nelumbo. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 13 : 381-400, pl. 28 & 29.
- RAO, C. V., 1959. — Contribution to the embryology of Palmae. II. Ceroxylinae. *J. Indian Bot. Soc.* 38 : 46-75.
- RAYNAL, J., 1971. — Quelques notes morphologiques sur les Cypéracées. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 10 : 589-603.
- REEDER, J., 1956. — The embryo of *Jouvea pilosa* as further evidence for the foliar nature of the coleoptile. *Bull. Torrey Bot. Club* 83 : 1-4.
- REISSECK, S., 1843. — Monocotyledonischer Embryo. *Bot. Zeit.* 1 : 611-614.
- RICHARD, L.-C., 1811. — Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédones, et particulièrement celui des Graminées. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 17 : 223-251 ; 442-487 + 6 pl. h.t.
- ROBBINS, W. W. & BORTHWICK, H. A., 1925. — Development of the seed of *Asparagus officinalis*. *Bot. Gaz.* 80 : 426-438.
- ROBERTSON, B. L., 1976. — Embryology of *Jubaeopsis caffra* Becc. III. Endosperm and embryogeny. *J. S. African Bot.* 42 : 285-299.
- ROTH, I., 1955. — Zur morphologischen Deutung des Grasembryos und verwandter Embryotypen. *Flora* 142 : 564-600.
- ROTH, I., 1957. — Histogenese und Entwicklungsgeschichte des *Triticum*-Embryos. *Flora* 144 : 163-212 + 2 pl.
- RÜTER, E., 1918. — Über Vorblattbildung bei Monokotylen. *Flora* 110 : 193-261.
- SACHS, J., 1862. — Zur Keimungsgeschichte der Dattel. *Bot. Zeit.* 20 : 241-246 & 249-251, tab. IX.
- SAINT-HILAIRE, A. Prouvençal de, 1841. — *Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie végétale...* Paris.
- SARGANT, E., 1903. — A theory of the origin of Monocotyledons founded on the structure of their seedlings. *Ann. Bot.* 17 : 1-92.
- SARGANT, E. & ARBER, A., 1915. — The Comparative Morphology of the Embryo and Seedling in the Graminae. *Ann. Bot.* 29 : 161-222.
- SCHLEIDEN, M. J., 1837. — Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen, mit Steindrucktafeln. *Acta Acad. Leopold. Carol. Naturae Curiosorum* 19 : 27-58.
- SCHLEIDEN, M. J., 1839. — Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames. *Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 2*, 11 : 139-141 + 3 pl. h.t.
- SCHLICKUM, A., 1896. — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. *Bibl. Bot.* 35 : 1-88.
- SCHNEIDER, M., 1932. — Untersuchungen über die Embryobildung und Entwicklung der Cyperaceen. *Beih. Bot. Centralbl.* 49 (1) : 649-674, 41 fig.
- SHAH, C. K., 1962. — Studies in germination. I, *Carex wallichiana* Prescot. *J. Indian Bot. Soc.* 41 : 551-556.
- SHAH, C. K., 1965. — Embryogeny in some Cyperaceae. *Phytomorphology* 15 : 1-9.
- SHARMAN, B. C., 1945. — Leaf and bud initiation in the Gramineae. *Bot. Gaz.* 103 (3) : 269-289.
- SMIRNOV, P. A., in TSVELEV, 1983.
- SMIRNOVA, E. S., 1964. — Types morphologiques de graines de plantes (Types monocotylédones). *Bull. Jard. Bot. Princip. URSS* 55 : 71-81 (en russe).
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, 1878. — Ueber Monocotyle Embryonen mit scheidelbürtigen Vegetationspunkt. *Bot. Zeit.* 36 (5) : 65-74 ; (6) : 81-91 + tab. IV (1-27).



- SOUÈGES, R., 1924. — Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le *Poa annua* L. C. R. Acad. Sci. Paris 178 : 860-862.
- SOUÈGES, R., 1958. — Embryogénie des Commélinacées. Développement de l'embryon chez le *Commelina communis* L. C. R. Acad. Sc. Paris 246 : 2082-2086.
- SOUÈGES, R., 1959. — Embryogénie des Lemnacées. Développement de l'embryon chez le *Lemna minor* L. C. R. Acad. Sci. Paris 248 : 1896.
- SUBRAMANYAM, K. & NARAYANA, H. S., 1972. — Some aspects of the floral morphology and embryology of *Flagellaria indica* Linn. *Adv. Pl. Morph.* : 211-217.
- SURKOV, V. A., in TSVELEV, 1983.
- THISELTON-DYER, W. T., 1910. — Germination of the Double Coco-nut. *Ann. Bot.* 24 : 223-230.
- TIEGHEM, Ph. van, 1897. — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 8, 3 : 259-309.
- TOMLINSON, P. B., 1960. — Essays on the Morphology of Palms. I. Germination and the seedling. *Principes* 4 (2) : 56-61.
- TOMLINSON, P. B., 1970. — Monocotyledons-towards and understanding of their morphology and anatomy. *Advances in Botanical Research* 3 : 207-309.
- TOMLINSON, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. France* 126, Actual. bot. : 227-232.
- TROLL, W., 1937. — *Vergleichende Morphologie des höheren Pflanzen*. I. Vegetationsorgane.
- TROLL, W., 1962. — Über die « Prolificat » von *Chlorophytum comosum*. *Neue Hefte Morphol.* 4 : 9-68.
- TSVELEV, N. N., 1983. — *Grasses of the Soviet Union*. 2 vol. (éd. originale en russe, 1976).
- TURPIN, P. J. F., 1819. — Mémoire sur l'inflorescence des Graminées et des Cypéracées... *Mém. Mus. Hist. Nat.* 5 : 426-492.
- TURPIN, P. J. F., 1820. — *Essai d'une iconographie élémentaire et philosophique des Végétaux...*
- TURPIN, P. J. F., 1837. — *Esquisse d'organographie végétale fondée sur le principe d'unité de composition organique et d'évolution rayonnante ou centrifuge pour servir à prouver l'identité des Organes appendiculaires des Végétaux et la Métamorphose de Goethe.*
- VALLADE, J., 1966. — Aspect morphologique et cytologique de l'embryon quiescent d'*Elaeis guineensis* Jacq. C. R. Acad. Paris 262 : 856-859.
- VEH, R. von, 1930. — Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. *Flora* 25 : 83-153.
- VANHECKE, L., 1974. — Embryography of some general of Cladiinae and the Gahniinae (Cyperaceae) with additional notes on their fruit anatomy. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belg.* 44 : 367-400.
- VEKEN, P. van der, 1965. — Contribution à l'embryographie systématique des Cyperaceae-Cyperoideae. *Bull. Jard. Bot. Etat* 35 : 285-354.
- VELENOWSKY, J., 1905-1913. — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. 2 vol. + suppl.
- YAMASHITA, T., 1970. — Eigenartige Wurzelanlage des Embryos bei *Lilaea subulata* Humb. & Bonpl. und *Triglochin maritimum* L. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, sect. 3, 10 (11) : 181-205.
- YAMASHITA, T., 1983. — Embryo-und Wurzelentwicklung bei *Commelina communis* mit besonderer Berücksichtigung der Coleorrhiza. *Int. Symp. Gumpenstein, 1982*. Irdning : 21-32.
- YAKOVLEV, M. S. & ZHUKOVA, G. Y., 1980. — Chlorophyll in embryos of Angiosperm seeds, a review. *Bot. Not.* 133 (3) : 323-336.



*Achévé d'imprimer le 27 janvier 1989.*

*Le Bulletin du 2<sup>e</sup> trimestre de l'année 1988 a été diffusé le 14 octobre 1988.*

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 003 5



